This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

**Usage guidelines**

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

**About Google Book Search**

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

SCIENCE LIBRARY
QK
825
.C82
Cop. 2

B 484089

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

QK
825
.C82
cop.2

Die

# Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes

## nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen

von

Dr. C. Correns
a. o. Professor der Botanik an der Universität Leipzig

Mit neun Abbildungen im Text

> Cum in experimentis, plantarum hybridarum procreandarum causa capiendis, aliquando versarer, in mentem mihi venit, rem fore rarissimam, omnique dignam attentione, si contingeret mihi, ut ex conjunctione plantae cujusdam dioicae cum hermaphrodita . . . novam procreare possem prolem hybridam.
>
> J. T. Koelreuter, Lychni-Cucubalus: novum plantae hybridae genus. Nov. Comment. Acad. scient. imp. Petropolit. Tom. XX p. 431. 1776.

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
SW 11 Großbeeren Straße 9
1907

Digitized by Google

Alle Rechte vorbehalten

Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

Digitized by Google

# Vorrede.

Die nachfolgende Abhandlung ist die erweiterte Wiedergabe eines Vortrages, der am 18. September dieses Jahres vor den vereinigten Sektionen für Zoologie und Botanik auf der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Dresden gehalten wurde. Der Weg, den ich seit 1900 zur Entscheidung viel umstrittener Fragen eingeschlagen habe, die Bastardierung von Spezies mit verschiedenartiger Geschlechterbildung, ist, soviel ich weiß, mit dieser Absicht noch nicht betreten worden, und das Ziel, zu dem er führte, war so eigenartig, daß ich mich bisher vor der Veröffentlichung gescheut hatte. Da ich aber bei der Wiederholung der Versuche dieselben Resultate erhielt und bei der Nachprüfung der Deduktionen keine Lücken finden konnte, lege ich sie nun hier vor. Für die untersuchten Pflanzen halte ich sie für zwingend, wie weit sie sich verallgemeinern, vor allem auch auf die Tiere ausdehnen lassen, wird sich erst zeigen müssen; ein Versuch in dieser Richtung ist am Ende (S. 52 u. f.) gemacht.

Ich habe mir Mühe gegeben, meine Darstellung so zu gestalten, daß auch ein Leser, der nicht Botaniker ist, ihr in der Hauptsache sollte folgen können, und habe deshalb auch vielfach Erörterungen vorausgeschickt und eingeflochten, die sonst weggeblieben wären. Ob mir meine Absicht gelungen ist, kann ich nicht entscheiden; bei der Schwierigkeit der Fragen muß ich auch jetzt jedenfalls doch noch an den Leser die Zumutung stellen, geduldig den Überlegungen zu folgen.

Auf eine historische Einleitung und eine Besprechung der in neuerer Zeit aufgestellten Ansichten und Theorien habe ich verzichtet, weil in den letzten Jahren die wichtigste Literatur mehrfach sehr gut zusammengestellt und auch kritisch besprochen wurde — ich verweise auf Cuénot, Strasburger, Beard, Häcker,

273785

Digitized by Google

Castle, v. Lenhossék, O. Schultze, H. Bayer, R. Hertwig in ihren am Eingange der Literaturnachweise zitierten Arbeiten*). Darin darf keine Unterschätzung gesehen werden: der Zweck dieser Mitteilung ist der, neues Tatsachenmaterial vorzulegen, zu deuten und in Zusammenhang mit Bekanntem zu bringen, eine ausgearbeitete Theorie wollte und konnte ich hier nicht geben. Wo ich direkte Beziehungen zu meinen Ergebnissen fand, habe ich darauf hingewiesen, einer eingehenderen Besprechung habe ich nur die letzte Mitteilung E. Wilson's unterzogen, weil sein Tatsachenmaterial und zum Teil auch seine Deutung ganz auffällig zu meinen Ergebnissen stimmt.

Es ist vielleicht nicht ganz überflüssig, wenn ich noch bemerke, daß unter den „Anlagen" eines Organes im Folgenden stets seine Repräsentanten im Keimplasma, nicht die jüngsten sichtbaren Entwicklungsstadien gemeint sind.

---

*) Die Zahlen im Text beziehen sich auf die Literaturnachweise und Zusätze im Anhang.

Leipzig, den 5. November 1907.

Digitized by Google

# Inhalt.


Seite

Einleitung . . . . . 1
Die Fragestellung für die Versuche . . . . . 8
Die Bedeutung dessen, was die Parthenogenesis lehrt . . . . . 13
Die eigenen Versuche . . . . . 15
A. Die zugrunde liegende Idee. — Die Geschlechtstendenz der Keimzellen bei zwittrigen und einhäusigen Arten . . . . . 15
B. Die Versuche mit Bryonia alba und B. dioica . . . . . 21
Vers. I. Bryonia dioica ♀ + B. alba ♂. . . . . 22
Vers. II. Bryonia dioica ♀ + B. dioica ♂ . . . . . 24
Vers. III. Bryonia alba ♀ + B. dioica ♂. . . . . 26
Die Geschlechtsbestimmung der Bryonia dioica . . . . . 27
C. Kritik der Versuche mit Bryonien . . . . . 28
D. Ausdehnung der Versuche auf andere höhere Pflanzen . . . . . 32
Vers. IV. Melandrium album ♀ + Silene viscosa ♂ . . . 32
E. Versuche mit Zwischenstufen zwischen rein zwittrigen und rein getrenntgeschlechtigen Arten . . . . . 35
Diskussion der Ergebnisse. — Die Anwendung der neuen Vererbungsgesetze 40
Die Wirkung äußerer Einflüsse . . . . . 49
Lassen sich die Ergebnisse mit höheren Pflanzen weiter, vor allem auch auf die Tierwelt ausdehnen? — E. Wilson's Beobachtungen an Hemipteren . . . . . 53
Schlußwort . . . . . 65
Literaturnachweise und Zusätze . . . . . 68


Digitized by Google

Digitized by Google

# Einleitung.

Wenige Probleme der allgemeinen Biologie haben so früh und so intensiv das Interesse in Anspruch genommen, wie das der Geschlechtsbestimmung getrenntgeschlechtiger Organismen; kaum auf einem Gebiete sind so viele und so widersprechende Ansichten geäußert worden. Naturgemäß knüpften zuerst alle Überlegungen an die Verhältnisse an, die beim Menschen und den höchsten, ja durchgängig vollkommen getrenntgeschlechtigen Tieren zutage treten, und manche so entstandenen Vorstellungen sind so fest eingewurzelt, dass sie noch heute vielfach auf Objekte übertragen werden, deren einfachere, ursprüngliche Verhältnisse eigentlich den Ausgangspunkt der Überlegungen bilden sollten.

Der Zahl der Ansichten entspricht die Menge der exakten Versuche durchaus nicht. Bei fast allen experimentellen Arbeiten handelte es sich darum, die Geschlechtsbestimmung ganz in die Hand zu bekommen oder doch das „Geschlechtsverhältnis" — die Zahl der Männchen, die durchschnittlich auf 100 Weibchen kommen — zu verändern. Auf den negativen Ergebnissen dieser Bemühungen, auf den Beobachtungen an parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern und auf morphologischen und statistischen Daten sind die jetzt herrschenden Ansichten über die Geschlechtsbestimmung meist aufgebaut. In der vorliegenden Mitteilung sollen Versuche besprochen werden, auf experimentellem Wege zu entscheiden, ob die Keimzellen schon eine bestimmte Geschlechtstendenz haben und was für eine, und welche Rolle der Befruchtungsvorgang bei der Geschlechtsbestimmung spielt. Das scheinen mir Vorfragen zu sein, die beantwortet sein sollten, ehe man die Wirkungen ungewöhnlicher äußerer Einflüsse bei der Geschlechtsbestimmung richtig beurteilen kann.

Wir müssen uns dabei auf die Pflanzen, speziell die höheren Pflanzen (Blütenpflanzen) beschränken[1]). Daß hier wie bei allen



Digitized by Google

Fragen der allgemeinen Biologie der Botaniker das Recht hat mitzureden, darüber ist man heute ziemlich einig. Im Wesen ist ja der Befruchtungsvorgang bei den Tieren und Pflanzen der gleiche; er besteht in der Vereinigung zweier Zellen, der Keimzellen, die bei typischer Beschaffenheit für sich allein keiner weiteren Entwicklung fähig sind, zu einem neuen, einheitlichen Organismus. Dagegen ist es selbst innerhalb des Pflanzenreiches fraglich, wie weit das, was wir für eine bestimmte Abteilung, z. B. für die Blütenpflanzen, als Gesetz hinstellen können, auch für andere Abteilungen Gültigkeit besitzt. Denn wir sind heute vom polyphyletischen Ursprung des Pflanzenreiches überzeugt, und es ist nur möglich, aber vielleicht nicht einmal sehr wahrscheinlich, daß auch im einzelnen die Differenzierung in den uns hier interessierenden Punkten, der Geschlechtsbestimmung und -Vererbung, stets den gleichen Weg genommen hat. Noch fraglicher ist es von vornherein, ob Tier- und Pflanzenreich hierin eine vollkommene Übereinstimmung aufweisen.

Die höheren Pflanzen, mit denen wir uns hier befassen werden, die „Angiospermen", die Mehrzahl der „Blütenpflanzen," schließen eine Entwicklungreihe ab, die von den Moosen über die Farnpflanzen und die Gymnospermen (z. B. Nadelhölzer) führt; den „Kormophytenstamm". Schon bei dessen niedrigster Gruppe, den Moosen, finden wir eine scharf ausgeprägte Differenzierung der Keimzellen in weibliche, Eizellen, und männliche, Spermatozoen, und diese Differenzierung wird beibehalten, wenn auch die Spermatozoen bei den meisten Gymnospermen und bei allen Angiospermen einen Teil ihrer charakteristischen Eigenschaften verloren haben.

Über den Anschluß der Moose nach unten wissen wir nichts Sicheres, kennen also auch den Weg, auf dem Eizellen und Spermatozoen phylogenetisch entstanden sind, nicht genau; wir gehen aber nicht fehl, wenn wir annehmen, daß sie aus gleichwertigen Gameten entstanden sind, denn diesen Vorgang können wir wirklich in mehreren Abteilungen der niedrigen Pflanzen feststellen. Es ist vielleicht nicht unangebracht, mit Rücksicht auf Leser, die keine Botaniker sind, ihn ganz kurz zu schildern. Ich wähle dazu die grünen Algen (Chlorophyceen), weil ihre höchststehenden Gruppen wenigstens einzelne Beziehungen zu den Moosen zeigen, die möglicherweise verwandtschaftlicher Natur sein könnten[3]).

Digitized by Google

Seit Pringsheim's denkwürdiger Mitteilung aus dem Jahre 1869 kennen wir als Grundform des Sexualprozesses die Kopulation völlig gleichwertiger, freibeweglicher Schwärmsporen, „Gameten", die wohl aus den nicht kopulierenden, direkt auskeimenden, gewöhnlichen Schwärmsporen entstanden gedacht werden müssen. Denn wir kennen noch Formen, z. B. Protosiphon durch Klebs, wo je nach den äußeren Bedingungen die Schwärmsporen kopulieren oder sich ungeschlechtlich weiter entwickeln. Damit die Schwärmsporen kopulieren können, müssen mindestens zwei Bedingungen erfüllt sein: sie müssen sich zunächst zusammenfinden (durch den Zufall oder durch Chemotaxis), und sie müssen dann in ihrer Plasmahaut so verändert werden, daß sie mit einander verschmelzen, was sie sonst — auch z. B. unter Druck aneinandergepreßt — nicht tun[4]). Dazu kommen noch andere, nicht so klar erkennbare Bedingungen, auf denen die Kernverschmelzung, die oft eintretende Ruheperiode usw. beruhen. Sind diese Bedingungen erfüllt, so sind die ungeschlechtlichen Schwärmsporen „Gameten" geworden.

Äußerlich sind die einfachsten Gameten alle gleich, und die aus derselben Mutterzelle entstehenden können kopulieren, wenn das auch nicht gerade oft, z. B. von Klebs für Chlorochytrium, beobachtet wurde. Es fragt sich nun, ob sie auch innerlich gleich sind oder von vornherein in zwei Klassen, die ich mit Blakeslee[5]) als die + und die — Klasse bezeichnen will, zerfallen. Im ersten Fall muß jede Gamete mit jeder andern kopulieren können, im zweiten eine — Gamete nur mit einer + Gamete. Im ersten Falle wäre wohl Sexualität, aber noch keine Geschlechtsdifferenzierung vorhanden, diese müßte erst ausgebildet werden, im zweiten wäre gleich eine Differenz vorhanden, die, äußerlich an den Gameten nicht erkennbar, doch schon den Grundzug der späteren Differenzierung in Eizelle und Spermatozoon enthielte. Wahrscheinlich kommt beides schon bei ganz primitiven Formen vor; Tatsachen, um für einen gegebenen Organismus, z. B. das genannte Chlorochytrium, diese Frage zu entscheiden, kenne ich nicht. Wie dem auch sei, soviel ist sicher, daß Gameten, die aus derselben Zelle hervorgehen, kopulieren können.

Die Weiterbildung kann nun verschiedene Wege einschlagen. Es kann zunächst eine Differenzierung der Individuen, eine Lokalisation der + und der — Gameten auf verschiedene Individuen, eintreten, in der Art also, daß sämtliche Gameten jeder Pflanze unfähig sind, sich zu vereinigen, daß nur Gameten verschiedener



Digitized by Google

Pflanzen kopulieren können, daß wir also — und + Individuen erhalten, ohne daß die Gameten irgend einen äußeren Unterschied erkennen ließen*). Das ist z. B. bei Dasycladus der Fall, wie Berthold zeigte, und nach Dodel bei Ulothrix[5]). Oder es können zunächst Differenzen zwischen den Gameten eintreten, die einen können in der bekannten Weise, durch Herabsetzung der Beweglichkeit und Aufnahme von Reservematerial zu (anlockenden) Eizellen, die andern durch Beibehalten oder Steigerung der Beweglichkeit und Herabsinken des Volums zu (angelockten) Spermatozoen werden. Damit ist der zunächst unsichtbare Unterschied zwischen + und — Keimzellen äußerlich kenntlich geworden, es sind „weibliche“ und „männliche“ entstanden. Das kann auf demselben Individuum geschehen, das dann seine Zwittrigkeit beibehält, oder auf verschiedenen Individuen, die dann zweihäusig, diöcisch, werden.

Ich habe mir erlaubt, diese Vorgänge, die auch durch Tatsachen aus anderen Verwandtschaftskreisen belegt werden können, hier so weit zu erwähnen, weil ich zwei aus ihnen resultierende Folgerungen hervorheben möchte, die mir durchaus noch nicht Gemeingut der Biologen zu sein scheinen, obwohl sie gewiß auch für das Tierreich zutreffen:

1. Die Differenzierung der Gameten in Eier und Spermatozoen hat mit der Hauptsache, der Vereinigung zweier Keimzellen zur Bildung eines neuen Individuum, zunächst nichts zu tun; umgekehrt brauchen also auch die äußerlich sichtbaren Differenzen zwischen Ei und Spermatozoon, z. B. das ungleiche Verhältnis von Kern und Plasma bei ihnen oder der Unterschied in „constructiv activity“, mit dem Wesen des Befruchtungsprozesses nichts zu tun zu haben.

2. Die Individuen können in männliche und weibliche differenziert sein, ohne daß die Differenzierung äußerlich, an den Individuen selbst oder an den Keimzellen, die sie bilden, kenntlich würde. Die verschiedene Ausbildung der Eier und Spermatozoen und alle sonstigen sichtbaren Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Individuen machen deren verschiedene Natur nur sichtbar, treffen sie selbst aber nicht.

---

*) Einen einwandfreien Beleg dafür, daß wohl die Gameten desselben Individuum, aber nicht die Gameten aus demselben Gametenbehälter oder derselben Mutterzelle kopulieren, kenne ich nicht; Acetabularia ist nicht ganz sicher.

Digitized by Google

Besonders interessante Belege für diese Sätze liefern auch die Schimmelpilze (Mucorineen), über die wir in letzter Zeit durch die Arbeiten Blakeslee's[5]) sehr gut unterrichtet sind.

Ursprünglich vorhanden ist bloß der Unterschied in der „Stimmung" der Keimzellen, der die Vereinigung von zweien möglich, von zwei anderen unmöglich macht; alles andere ist sekundärer Natur.

Doch kehren wir zu den höheren Pflanzen zurück. Während bei den höheren Tieren die Geschlechterbildung relativ einförmig ist — mit wenigen Ausnahmen sind die einzelnen Individuen getrennten Geschlechtes —, sind hier noch sehr mannigfaltige Geschlechtsdifferenzierungen zu finden. Wenn wir einstweilen nur die augenfälligsten Typen ins Auge fassen, so finden wir die beiderlei Keimzellen, die männlichen (die beiden bei der Schlauchbildung der Pollenkörner entstehenden, den Spermatozoen homologen, generativen Kerne) und die weiblichen (die Eizellen in den Embryosäcken der Samenanlagen im Fruchtknoten), auf verschiedenen Blattgebilden, den Staubblättern und Fruchtblättern, bald in derselben Blüte jedes Individuum: zwittrige Arten, bald in verschiedenen, männlichen und weiblichen Blüten jedes Individuum: einhäusige, monöcische Arten, bald auf verschiedenen Individuen, also teils auf männlichen mit männlichen Blüten, teils auf weiblichen mit weiblichen Blüten: zweihäusige, diöcische Arten. Die Zwischenstufen sollen später kurz behandelt werden (S. 35).

Der „zwittrige" und der „einhäusige" Zustand fallen für den Zoologen unter den Begriff „hermaphroditisch", der „zwittrige" entspricht etwa bei den Mollusken der Ausbildung von Zwitterdrüsen, der „einhäusige" der von getrennten Ovarien und Hoden beim selben Tier.

Weitaus die Mehrzahl der Blütenpflanzen hat zwittrige Blüten; Trennung der Geschlechter auf verschiedene Blüten oder gar verschiedene Individuen tritt hie und da auf, zuweilen als Charakter ganzer Familien, zuweilen, und zwar relativ oft, als Gattungsmerkmal, zuweilen selbst nur als Artmerkmal, und zwar in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen.

Hier wie in allen ähnlichen Fällen taucht zunächst die Frage auf, welcher Zustand der Blüte und der ganzen Pflanze der phylogenetisch ältere sei, der zwittrige oder der getrenntgeschlechtige. Die Antwort hat für unsere weiteren Deduktionen

Digitized by Google

einige Bedeutung, wenn gleich keine entscheidende (S. 16). Für mich kann es kaum einem Zweifel unterliegen, daß der getrenntgeschlechtige abgeleitet, der zwittrige primär ist; in neuerer Zeit herrscht darüber von Hofmeister bis Goebel und Čelakovský unter den Botanikern im wesentlichen Übereinstimmung[6]). Zunächst sprechen dafür allgemeine phylogenetische Tatsachen, wegen denen ich aber auf die Zusätze verweise[7]), und das zerstreute Auftreten der Monöcisten und Diöcisten in den verschiedensten Reihen der Angiospermen. Wichtiger ist, daß die eingeschlechtigen Blüten, mögen sie nun einhäusigen oder zweihäusigen Pflanzen angehören, gewöhnlich noch Rudimente des anderen Geschlechtes zeigen, die männlichen Blüten also solche der Fruchtblätter resp. des Stempels, die weiblichen solche der Staubblätter. Wie sollten die in primär eingeschlechtige Blüten kommen? Im übrigen geht die Rückbildung der funktionslos gewordenen Organe sehr verschieden weit. In manchen Fällen sind sie fast nur physiologisch untauglich, kaum schon morphologisch reduziert, in anderen so weit zurückgebildet, daß ihre allerjüngsten Zustände entwicklungsgeschichtlich eben noch nachgewiesen werden können; ziemlich häufig läßt sich in der eingeschlechtigen Blüte auch nicht mehr die geringste Spur des andern Geschlechtes nachweisen. In solchen Fällen liegt es nahe, die Eingeschlechtigkeit als primär anzusehen. Daß man dabei aber vorsichtig sein muß, lehrt z. B. die Gattung Acer (Ahorn), wo die eingeschlechtigen Blüten mancher Arten, z. B. von Acer Pseudoplatanus, sehr große Rudimente des andern Geschlechtes enthalten, während die anderer Arten, z. B. von A. Negundo, auch nicht mehr die geringste Spur davon aufweisen.

Die Rückbildung kann auch in den männlichen und weiblichen Blüten derselben Spezies ungleich weit gehen.

So können in den männlichen Blüten von Ahorngewächsen, Sapindaceen, von Akebia quinata usw. die weiblichen Organe stärker betroffen sein als in den weiblichen Blüten die männlichen, oder es können umgekehrt in den weiblichen Blüten die männlichen Organe stärker reduziert sein als in den männlichen Blüten die weiblichen, z. B. bei der Alpen-Johannisbeere (Ribes alpinum), bei Sedum § Rhodiola, usw. Auch diese Unterschiede sind vielleicht zum Teil als Anpassungen verständlich, zum Teil mag ungleiches phylogenetisches Alter der männlichen und weiblichen Blüten Schuld daran sein.

Digitized by Google

Die „Rückbildung“ der Sexualorgane ist in Wirklichkeit natürlich nichts anderes als ein Stehenbleiben auf einer früheren oder späteren Stufe ihrer Entwicklung in der zwittrigen Blüte (Hofmeister, Goebel); hie und da kommen besondere Abweichungen vor, die wenigstens zum Teil als Anpassungen an die Bestäubung erklärbar sind, z. B. eine ungleiche Reduktion verschiedener Teile desselben Stempels bei männlich gewordenen Kompositenblüten. — Eine einhäusige Pflanze ist also dann aus einer zwittrigen entstanden, wenn bei einem Teil der ursprünglich zwittrigen Blüten die männlichen, bei einem Teil die weiblichen Organe nicht mehr völlig oder gar nicht mehr entfaltet werden, und eine zweihäusige dann, wenn bei einem Teil der Individuen in allen Blüten die männlichen, bei einem Teil in allen Blüten die weiblichen Organe unterdrückt werden. Das geht natürlich nicht ohne eine Veränderung des Idioplasma der betreffenden Sippe ab; der eine Anlagenkomplex muß mehr oder weniger entfaltungsunfähig, latent, gemacht werden. Soviel wir wissen, erfolgt dieser Prozeß bei den beiden Geschlechtern unabhängig voneinander und ohne daß Korrelationen eine große Rolle spielten.

Jedenfalls ist, das mag zum Schlusse noch betont werden, die männliche und weibliche Blüte der einhäusigen, die männliche und weibliche Pflanze der zweihäusigen Spezies zunächst vollkommen gleichwertig; das Weibchen steht von vornherein nicht über und nicht unter dem Männchen, es ist nicht, wie eine geistreiche, auf zoologischem Boden entstandene Hypothese will, ein in der Entwicklung zurückgebliebenes Männchen. Wo auffällige Unterschiede in der Größe und Lebensdauer der beiden Geschlechter bestehen, wie das bei den Tieren viel häufiger und viel auffälliger ist wie bei den Pflanzen, liegen nachträgliche Veränderungen, Anpassungen vor, wie sich schon daraus ergibt, daß das Weibchen zwar meist, aber nicht immer im Vorteil ist, und daß dieser Vorteil mit den Unterschieden der männlichen und weiblichen Keimzellen, der Spermatozoen und Eier, zusammenhängt, denen ja selbst eine nachträgliche Differenzierung zugrunde liegt*).

Die Zoologen pflegen den hermaphroditischen Zustand der Metazoen für phylogenetisch jünger, den getrenntgeschlechtigen für älter zu halten [8]); ob es sich beim Hermaphroditismus nicht zum Teil

*) Wo diese fehlt, die Keimzellen gleichwertig oder wenig verschieden sind, fehlt auch der Größenunterschied und die übrigen Differenzen zwischen Männchen und Weibchen.

Digitized by Google

doch um einen primären Zustand, zum Teil um Rückschlag auf diesen, von dem getrenntgeschlechtigen aus, handeln kann, muß ich dahingestellt sein lassen.

## Die Fragestellung für die Versuche.

Jedes auf geschlechtlichem Wege entstandene Individuum einer getrenntgeschlechtigen (zweihäusigen) Art ist aus der Vereinigung zweier Keimzellen hervorgegangen. Es läßt sein Geschlecht zunächst noch nicht erkennen, von seltenen Ausnahmen abgesehen, bald nur im frühesten embryonalen Zustand nicht (bei Tieren), bald noch relativ sehr spät nicht (bei Pflanzen); schließlich zeigt es aber doch bestimmte Geschlechtscharaktere, vorausgesetzt, daß es alt genug wird. Früher oder später muß also über sein Geschlecht bestimmt worden sein; es ist aber kaum nötig, ausdrücklich zu betonen, daß die Entscheidung nicht nur früher gefallen sein kann, nein, daß sie früher gefallen sein muß, als sich ihre Folgen, die Merkmale des einen oder anderen Geschlechtes, unserer Wahrnehmung zeigen. Denn die Ausbildung dieser Merkmale muß mindestens doch erst vorbereitet werden.

Bei der Frage nach der Geschlechtsbestimmung können wir zwischen der Art, wie sie zuwege kommt, und dem Zeitpunkt, wann sie geschieht, unterscheiden. Daß im Embryo und dem fertigen eingeschlechtigen Organismus stets die Anlagen für die Charaktere beider Geschlechter vorhanden sind, wird durch so viele bekannte Tatsachen belegt, daß ich darauf nicht näher einzugehen brauche (vergl. auch Seite 50). Es kann sich also bei der Geschlechtsbestimmung nur darum handeln, daß entschieden wird, welcher Anlagenkomplex zur vollen Entfaltung gebracht werden soll, der männliche oder der weibliche.

Das gilt aber auch von den Keimzellen, durch deren Vereinigung ein neuer Organismus entsteht, vorausgesetzt, daß sie überhaupt schon die „Tendenz“ für ein bestimmtes Geschlecht haben. Dabei ist also, wie nicht scharf genug betont werden kann, nicht an eine vorausgehende Trennung und Verteilung der Anlagen für die Geschlechtsmerkmale auf verschiedene Keimzellen zu denken, in dem Sinne, daß z. B. bei einem Tiere die Hodenanlagen (-Determinanten Weismann's) in die einen, die Eierstockanlagen in die anderen Keimzellen wandern würden. Das ist, soviel wir wissen, nie der Fall, vielmehr überträgt jede Keimzelle

Digitized by Google

die Merkmale beider Geschlechter, wie das bei Bastardierungsversuchen sehr gut zu sehen ist. Bei der weißen Lichtnelke, Melandrium album, springt z. B. die Samenkapsel mit vorgestreckten Zähnen auf (Fig. 1 A u. a), bei der roten Lichtnelke,

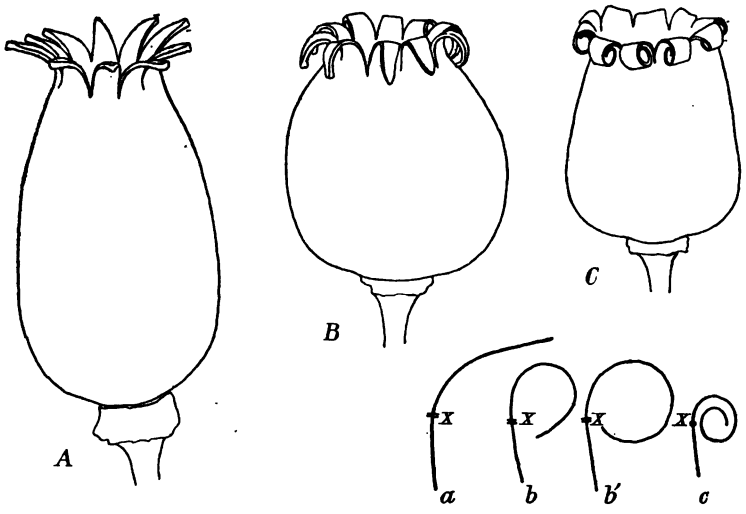



Fig. 1.

**Aufgesprungene Samenkapseln: A des Melandrium album, C des M. rubrum und B des Bastardes zwischen beiden (M. album ♀ + rubrum ♂ 1. Generation), (3 ×). Ferner Kapselzähne: a von M. album, b, b' von zwei verschiedenen Exemplaren der ersten Generation des Bastardes, c von M. rubrum, in Profilansicht mit der Kamera gezeichnet (6 ×); bei x hört etwa die Kapselwand auf und fängt der Zahn an. Das M. album hatte ungewöhnlich schlanke Kapseln.**

M. rubrum, dagegen mit zurückgerollten Zähnen (Fig. 1 C u. c) Beide Arten sind streng zweihäusig (diöcisch), die Weise, wie die Fruchtkapsel sich öffnet, gehört also zu den Charakteren des Weibchens. Befruchtet man nun ein Weibchen des Melandrium album mit Pollen des M. rubrum, so haben alle weiblichen Individuen des Bastardes zurückgekrümmte Kapselzähne, lange nicht so stark wie M. rubrum sie hat, aber doch sehr deutlich[9]) (Fig. 1 B und b, b'). Die Keimzellen des M. rubrum, die auf einer männlichen Pflanze gebildet wurden, die nie eine Kapsel, ja nur ein kleines Rudiment des Fruchtknotens überhaupt hervorbringt, müssen also dieses Merkmal des weiblichen M. rubrum übertragen haben, in einer Form zudem, in der es gleich aktiv werden konnte.

Auch in der Größe und in der Beschaffenheit der äußeren Haut der Pollenkörner unterscheiden sich Melandrium album und

Digitized by Google

M. rubrum merklich. Die Pollenkörner der männlichen Individuen des Bastardes, den man durch die Bestäubung eines Weibchens von M. album mit Pollen eines Männchens von M. rubrum erhält, zeigen die Unterschiede ziemlich ausgeglichen. In den Keimzellen des Weibchens von M. album, das nur noch minimale Rudimente der Staubgefäße ausbildet (Fig. 5 E bei ×, ×'), müssen also auch die Anlagen für die betreffenden Merkmale der Pollenkörner, in leicht entfaltbarem Zustande, gesteckt haben, sonst hätten die Pollenkörner des Bastardes ja denen des M. rubrum gleich sein müssen, das die männlichen Keimzellen geliefert hatte [10]).

Eine Keimzelle hat „männliche" oder „weibliche Tendenz", soll also nur heißen, daß, kurz ausgedrückt, die männlichen oder die weiblichen Anlagen sich in einem entfaltungsfähigeren Zustand befinden. Auf welche Weise die einen Anlagen in der Keimzelle in den aktiven, die andern in den latenten Zustand gebracht werden, davon haben wir heute kaum irgendwelche Kenntnis.

Man kann sich nun über den Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung von vornherein verschiedene einfache Möglichkeiten ausdenken, die auch schon alle wirklich angenommen worden sind. (Vergl. z. B. F. Hildebrand [11]) und V. Häcker, 1902 p. 389, von dem auch die hier benützte Terminologie stammt).

Man kann annehmen, daß die Keimzellen schon von vornherein die Tendenz für ein bestimmtes Geschlecht erhalten, das sie, auf künstlichem Wege zu parthenogenetischer Entwickelung gebracht, zeigen würden, und daß diese Tendenz bei der Befruchtung — der Vereinigung mit einer zweiten Keimzelle — unverändert bleibt. Die Keimzelle ist unabänderlich bestimmt und bestimmt ihrerseits damit das Geschlecht des Nachkommen: rein progame Bestimmung.

Natürlich könnten entweder die sämtlichen männlichen[11b]) oder die sämtlichen weiblichen Keimzellen so vorherbestimmt sein, oder ein Teil der männlichen und ein Teil der weiblichen. Meist wird allein der weiblichen Keimzelle, dem Ei, diese feste Prädestination zugeschrieben und die männliche, das Spermatozoon, als einflußlos angesehen. Dann müßte da, wo die Nachkommenschaft zur Hälfte aus Männchen, zur Hälfte aus Weibchen besteht, die Hälfte der Eier die männliche, die Hälfte die weibliche Tendenz enthalten. Diese Ansicht, die zuerst von dem berühmten Gynäkologen B. S. Schultze (Bayer, S. 30) aufgestellt wurde, ist heutzutage

Digitized by Google

wohl die verbreitetste. (Vergl. z. B. Beard, v. Lenhossék und O. Schultze.)

Eine zweite Annahme schreibt den Keimzellen vor der Befruchtung noch keine ausgesprochene Tendenz zur Hervorbringung eines bestimmten Geschlechtes zu und läßt erst bei der Befruchtung die Entscheidung fallen, welches Geschlecht der Nachkomme erhalten soll: rein syngame Bestimmung.

Nach einer dritten Annahme endlich hat selbst das durch Vereinigung der beiden Keimzellen entstandene Produkt noch keine bestimmte Tendenz. Äußere (d. h. außerhalb des Embryo liegende) Einflüsse entscheiden dann erst während der weiteren Entwickelung, welches Geschlecht der Nachkomme annimmt: rein epigame Bestimmung.

Selbstverständlich kann man auch diese einfachen Annahmen modifizieren und dann kombinieren, z. B. eine progame Bestimmung der Keimzellen annehmen, die jedoch unter dem Einfluß der Tendenz der Keimzelle, die bei der Befruchtung hinzutritt, geändert werden kann, usw.

Über die Antwort auf die Frage, ob eine rein epigame Geschlechtsbestimmung vorkommt, ist man heutzutage ziemlich einig. Theoretisch betrachtet muß eine epigame Änderung des Geschlechtes möglich sein, da der Embryo ja doch sicher beide Anlagenkomplexe enthält. Alle kritischen Untersuchungen auf zoologischem Gebiet wie auf botanischem haben aber ergeben, daß bei echter Trennung der Geschlechter auf verschiedene Individuen die bisher angewandten Eingriffe epigam jedenfalls keine entscheidende Bedeutung für das Geschlecht der Nachkommen haben können. Ich verweise auf die letzten umfangreichen und sorgfältigen Arbeiten von E. Strasburger auf botanischem, von O. Schultze auf zoologischem Gebiet*).

Unsere erste Aufgabe muß also sein, zu entscheiden, ob die Keimzellen einer getrenntgeschlechtigen, zweihäusigen Art ihrer Geschlechtstendenz nach indifferent sind, d. h. ob beide Anlagenkomplexe, der männliche und der weibliche, sich in gleichem Zustand befinden, oder ob die Keimzellen schon eine bestimmte

*) Anders liegt die Sache da, wo zweierlei Anlagen neben oder nacheinander beim selben Individuum aktiv werden, z. B. bei der Einhäusigkeit; hier läßt sich eine Änderung durch Eingriffe von außen erzielen. Auf diese Verhältnisse kommen wir noch zurück (S. 51).

Digitized by Google

Tendenz haben. Ist dies der Fall, so muß weiter untersucht werden, was für eine Tendenz ausgebildet ist. Dabei sind verschiedene Möglichkeiten denkbar (vergl. z. B. V. Häcker 1902, S. 94): Entweder könnten die Keimzellen die Tendenz für das Geschlecht haben, das die Pflanze besaß, auf der sie entstanden sind, die männlichen also die männliche, die weiblichen die weibliche Tendenz. Oder sie könnten die entgegengesetzte Tendenz haben, die männlichen Keimzellen also die weibliche Tendenz, die weiblichen die männliche. Oder es könnte endlich ein Teil der männlichen und der weiblichen Keimzellen die eine, ein Teil die andere Tendenz zeigen, z. B. 50 % die männliche und 50 % die weibliche. Alle diese Annahmen sind auch schon gemacht worden. — Sind diese Fragen entschieden, so taucht das weitere Problem auf, inwieweit die Befruchtung bei der Geschlechtsbestimmung eine Rolle spielt, indem sie Keimzellen mit verschiedener Tendenz zusammenbringt, und daran schließt sich noch die Frage, wieweit die äußeren Einflüsse von Bedeutung sind, indem sie vor der Befruchtung auf die Tendenz der Keimzellen wirken könnten, bei der Befruchtung auf ihren Ausfall und nach der Befruchtung auf den Embryo.

## Die Bedeutung dessen, was die Parthenogenesis lehrt.

Ob in einer gegebenen Keimzelle eine bestimmte Geschlechtstendenz steckt und was für eine, ließe sich natürlich am besten erkennen, wenn sie sich auch allein, ohne den Hinzutritt einer zweiten Keimzelle mit ihrer ebenfalls unbekannten Tendenz — ohne vorherige Befruchtung also —, so weit entwickeln würde, daß man das Geschlecht des neuen Individuum bestimmen könnte.

Ein solches Verhalten finden wir nun in der Tat vielfach, wenigstens bei Eizellen, in der sogenannten „habituellen Parthenogenesis“, und gerade diese hat man auch bis jetzt in erster Linie zur Entscheidung unserer Fragen herangezogen. In der Tat scheinen auf den ersten Blick die Fälle habitueller Parthenogenesis auch zwingende Argumente liefern zu müssen. Bei genauerer Überlegung stellen sich aber doch mancherlei Bedenken gegen ihre Beweiskraft ein. Sie sind, wie ich finde, auch von H. Bayer hervorgehoben worden.

Zunächst darf man nicht vergessen, daß gewöhnlich die Eier, die sich habituell parthenogenetisch entwickeln, keine Reduktions-

Digitized by Google

teilung durchgemacht haben, also z. B. noch sämtliche Chromosomen besitzen, die in den Kernen der somatischen Zellen stecken, und deren Zahl bei dem normalen, befruchtungsbedürftigen Ei auf die Hälfte reduziert ist. Man mag über die Bedeutung der Chromosomenreduktion denken, wie man will — ich verweise auf die kritischen Erörterungen H. Winkler's über diesen Punkt[12]) —, streng vergleichbar sind solche Eier gewiß nicht. Noch wichtiger ist, daß es sich bei der habituellen Parthenogenesis um Anpassungserscheinungen handeln muß, die die Entwickelung des Eies ohne Befruchtung ermöglichen, wenn es auch nur auf die Beseitigung einer Hemmung ankommt, die sonst durch die hinzutretende männliche Keimzelle fortgeschafft wird. Dabei könnte auch die Geschlechtstendenz beeinflußt worden sein. Das Material für eine derartige Änderung ist ja gegeben; wir wissen, daß die Keimzellen, wie das Individuum, das sie hervorgebracht hat, die Anlagen für beide Geschlechter besitzen, auch wenn eine Reduktionsteilung vorherging (S. 8), ohne eine solche natürlich erst recht. Wir können uns dann vorstellen, daß gelegentlich die Entfaltungstendenz von dem geförderten Anlagenkomplex auf den bisher zurückgedrängten übergeht, also z. B. von den Anlagen für die weiblichen Organe auf die Anlagen für die männlichen, so daß ein ursprünglich mit weiblicher Tendenz ausgestattetes Ei die Tendenz erhielte, zu einem männlichen Individuum zu werden. Spontane, aber vererbte Änderungen in Verbindung mit der Selektion könnten eine solche Umstimmung, z. B. beim parthenogenetischen Ei der Biene, bewirkt haben.

Daß derartige Anpassungen wirklich vorgekommen sind, das scheint mir aus dem bunten Bild hervorzugehen, das die parthenogenetisch entstandene Nachkommenschaft hinsichtlich ihres Geschlechtes selbst innerhalb eines kleinen Verwandtschaftskreises bieten kann. Während bei den Blütenpflanzen (mit Ausnahme von Thalictrum purpurascens, Bryonia dioica und Mercurialis annua?[13]) die weiblichen Keimzellen getrenntgeschlechtiger parthenogenetischer Arten stets wieder Weibchen geben, bringt unter den Blattwespen z. B. Nematus varus Weibchen, N. papillosus, miliaris, septentrionalis usw. dagegen Männchen auf parthenogenetischem Wege[14]) hervor, oder es tritt nach einer Anzahl weiblicher Generationen auf einmal, unter bestimmten äußeren Bedingungen, eine Generation auf, die aus Männchen und Weibchen besteht, wie bei den Blattläusen und Daphniden. Ein

Digitized by Google

Verhalten der Eizellen, wie es z. B. Nematus zeigt, ist sicher nicht primär, sondern zum Teil aus einem einheitlichen Typus durch Verschiebungen der Tendenzen entstanden.

Eine solche „Umstimmung" der Tendenz ließe auch die ganz ungewöhnlichen Zahlenverhältnisse verständlicher erscheinen, in denen Männchen und Weibchen gelegentlich in der parthenogenetisch entstandenen Nachkommenschaft auftreten, so die einzelnen Weibchen (etwa 1 %), die von Siebold [15]) unter lauter Männchen bei Nematus ventricosus erhalten hat. Die Verschiebung der Tendenz war hier keine ganz vollständige; ähnlich wie in der Nachkommenschaft neu entstandener Rassen einzelne „atavistische" Rückschlagsindividuen auftreten können, werden hier noch einzelne parthenogenetische Eier mit der weiblichen Tendenz gebildet statt mit der neuen, männlichen.

Anders als bei der „habituellen" Parthenogenesis liegen die Verhältnisse bei der künstlichen Parthenogenesis, wo ein befruchtungsfähiges und befruchtungsbedürftiges Ei unter der Hand des Experimentators zur Weiterentwickelung gebracht wird. Wenn es z. B. einmal gelingt, Seeigeleier durch den Zusatz von Magnesiumchlorid zum Seewasser nach der Methode J. Loeb's über die bisher erreichten Stadien hinaus bis zur vollen Entwicklung zu bringen, oder doch so weit, daß die Geschlechtscharaktere erkannt werden können, dann müssen solche Versuche eindeutigen Aufschluß über die Geschlechtstendenz der Eier liefern. Soweit ist man aber meines Wissens bei künstlicher Parthenogenesis noch nie gekommen.

Man erhielte freilich auch dann nur einen Einblick in die Tendenz der Eizellen; die zweite Hälfte unserer ersten Frage, nach der Tendenz der männlichen Keimzellen, bliebe noch unbeantwortet. Sie erforderte zunächst eine Lösung der Aufgabe, Spermatozoen zu „ephebogenetischer" Entwickelung zu bringen, eine Aufgabe, die theoretisch wohl möglich erscheint, praktisch aber in besonders weite Ferne gerückt ist. Denn die Ergebnisse der „Merogonie" — der Befruchtung eines kernlosen Eifragmentes durch ein Spermatozoon, dürften auch dann nicht streng beweisend werden, wenn es einmal gelungen sein wird, derartige Produkte bis zur Geschlechtsreife weiter zu züchten, wenn nicht bis dahin die Rolle des Eiplasmas für die Vererbungsvorgänge neben der des Eizellkernes völlig aufgeklärt ist.

Digitized by Google

# Die eigenen Versuche.

## A. Die zugrunde liegende Idee. — Die Geschlechtstendenz der Keimzellen bei zwittrigen und einhäusigen Arten.

Wenn die habituelle Parthenogenesis überhaupt keine sichere Entscheidung bringen wird, und die künstliche Parthenogenesis einstweilen noch keine bringen kann, müssen wir uns nach einem andern Wege umsehen, der weiter führt, und der scheint mir in der Bastardierung gegeben[16]).

Die Idee, die den Versuchen zugrunde liegt, ist folgende:

Die der Befruchtung bedürftige Eizelle A einer zweihäusigen (diöcischen) Art, deren Geschlechtstendenz wir ermitteln wollen, wird für gewöhnlich befruchtet durch eine männliche Keimzelle B derselben Spezies; die Geschlechtstendenz dieser zweiten Keimzelle B ist ebenfalls unbekannt. Dagegen läßt sich das Geschlecht des Nachkommen, der aus der Vereinigung von A und B entstanden ist, bestimmen. Wir haben also, um ein Bild zu gebrauchen, eine Gleichung mit zwei Unbekannten: x, der Tendenz der Keimzelle A, und y, der Tendenz der Keimzelle B,

$$x + y = t$$

vor uns, wobei t das bekannte Geschlecht des Nachkommen ist. Gelingt es, an die Stelle von x eine bekannte Größe zu setzen, so läßt sich y ermitteln, und ebenso ist x bestimmbar, sobald an Stelle von y eine bekannte Größe tritt.

Diese bekannte Größe dürfen wir in unserem Fall sicher in den Keimzellen einer genügend nahe verwandten zwittrigen oder einhäusigen Pflanze sehen.

Wie alle Gleichnisse hinkt auch das eben gebrauchte. So ist eine Lösung der Frage nur dann möglich, wenn die unbekannte Tendenz der Keimzellen der getrenntgeschlechtigen, zweihäusigen Art gegenüber der bekannten Tendenz der substituierten Keimzellen so stark ist, daß sie diese ganz oder fast ganz an der Entfaltung verhindert oder doch stark zurückdrängt. Das ist, wie wir später sehen werden (S. 19), durchaus nicht immer der Fall. Ist diese Bedingung aber erfüllt, dominiert die Geschlechtstendenz der unbekannten Keimzellen mehr oder weniger, dann wirken die Keimzellen mit bekannter Tendenz in dem uns hier interessierenden Punkte gegenüber den in den Keimzellen der diöcischen Art steckenden Tendenzen nur wie ein „Entwicklungserreger“, gerade so, wie die hinzutretende männliche Keimzelle einer weiß blühenden

Digitized by Google

Erbse bei der Eizelle einer rotblühenden Erbse die Entfaltung der Anlage für rote Blüten möglich macht, sodaß die so entstehende Pflanze rot blüht, ohne daß sich von der Anlage für weiß irgend etwas zeigen würde. Wir können auf diesem Wege den Effekt einer gelungenen künstlichen Parthenogenesis erreichen, nicht bloß bei den weiblichen, auch bei den männlichen Keimzellen.

Wir müssen nun zunächst die Frage nach der Geschlechtstendenz der Keimzellen der zwittrigen und einhäusigen Organismen etwas eingehender besprechen, da von ihrer Beantwortung die Tragweite der folgenden Experimente abhängt.

Fassen wir zunächst die zwittrigen Pflanzen ins Auge, bei denen also männliche und weibliche Keimzellen in derselben Blüte gebildet werden. Da scheint es mir bei einiger Überlegung klar zu sein, daß ihre Keimzellen nur die geschlechtliche Tendenz besitzen können, wieder zu zwittrigen Nachkommen zu werden, und zwar die männlichen genau ebenso wie die weiblichen. Sie können nicht die Tendenz haben, eingeschlechtige Individuen zu geben.

Wenn wir den zwittrigen Zustand einer Spezies als den phylogenetisch älteren, primären, den getrenntgeschlechtigen als den abgeleiteten, phylogenetisch jüngeren auffassen dürfen — und dazu haben wir, wie schon gesagt, allen Grund —, so ist eigentlich von vornherein nichts anderes denkbar, als daß die Keimzellen der zwittrigen Spezies die zwittrige Geschlechtstendenz besitzen. Die Keimzellen können bei dem primären Zustand der Spezies doch noch nicht die Geschlechtstendenzen eines Zustandes besitzen, der erst aus dem primären abgeleitet ist, zu dem die Spezies später einmal vielleicht gelangen kann, in dem sie sich aber jedenfalls noch nicht befindet. Es gibt und hat ja noch keine männlichen oder weiblichen Pflanzen bei der betreffenden Sippe gegeben.

Doch wir brauchen uns nicht mit diesen theoretischen Überlegungen zu begnügen, wir können auch einen experimentellen Beweis für die Tendenz der Keimzellen zwittriger Pflanzen vorlegen.

Auf den besten Beweis, den durch künstlich eingeleitete Parthenogenese, müssen wir freilich, wenigstens einstweilen, verzichten [17]), und die Nachkommenschaft der habituellen Parthenogenese, die bei zwittrigen Spezies — bei Alchimilla, Taraxacum, Hieracium, Wickstroemia — ausnahmslos wieder aus zwittrigen, nie aus männlichen oder weiblichen Pflanzen besteht, beweist für den Zustand der befruchtungsbedürftigen weib-

Digitized by Google

lichen Keimzellen nichts Sicheres, wie wir schon sahen. Es sei nur bemerkt, daß in all' den oben genannten Fällen die Eizelle, die sich parthenogenetisch entwickelt, die Reduktionsteilung nicht durchgemacht hat.

Dagegen läßt sich der Beweis durch die Bastardierung einer zwittrigen und einer getrenntgeschlechtigen, diöcischen Art erbringen. Wenn hierbei statt rein eingeschlechtiger, dem diöcischen Elter entsprechender Individuen solche entstünden, die ausgesprochen zwittrig wären oder sich doch dem zwittrigen Zustand deutlich näherten, so könnten die Keimzellen des zwittrigen Elters nur die zwittrige, nicht die eingeschlechtige Tendenz besessen haben.

Ein rein zwittriger Bastard von solcher Herkunft ist mir nun freilich nicht bekannt; die Blüten des Bastardes zwischen der zwittrigen Silene viscosa und dem zweihäusigen Melandrium album sind aber, wie wir noch sehen werden, zwar eingeschlechtig, jedoch dem zwittrigen Zustande sehr stark genähert, gegenüber denen des Melandrium (vergl. S. 34 und Fig. 5). Ich glaube, daß auch so die zwittrige Geschlechtstendenz der Keimzellen der zwittrigen Blütenpflanzen experimentell bewiesen ist.

Für den Zoologen hat freilich die Annahme einer Keimzelle, z. B. eines Eies, mit zwittriger Tendenz offenbar Schwierigkeiten. Mit wenigen Ausnahmen, zu denen z. B. Castle gehört, scheint die Möglichkeit, daß ein hermaphroditischer Organismus Keimzellen mit hermaphroditischer Tendenz bilden könnte, gar nicht erwogen zu werden, und man läßt dann die Hermaphroditen als „Mosaikbildung“ aus der Vereinigung einer Keimzelle mit männlicher und einer Keimzelle mit weiblicher Tendenz entstehen.

Diese Vorstellung erscheint zwar auf den ersten Blick bestechend, versagt aber, wie mir scheint, ganz bei genauerer Analyse. Denn selbstverständlich müßte die Ursache, warum die männlichen und die weiblichen Keimzellen einer hermaphroditischen Art zusammen wieder hermaphroditische, und nicht männliche und weibliche Individuen geben, wie die Keimzellen einer getrenntgeschlechtigen Spezies, in den Keimzellen selbst schon, als Tendenz oder Anlage, verborgen liegen, mag der Hermaphroditismus der Metazoen primär oder sekundär sein. Sie müßten die Anlage zu einer solchen „Mosaikbildung“ enthalten. Diese durchaus nötige Annahme einer Tendenz zur Mosaikbildung in den Keimzellen



Digitized by Google

widerspricht aber der Annahme einer Tendenz, ein rein eingeschlechtiges Individuum hervorzubringen, von der wir ausgingen.

Die weitverbreitete Ansicht, die auch der obigen Deduktion zugrunde liegt, daß zwei beliebige korrespondierende Anlagen, z. B. die für den männlichen und die für den weiblichen Zustand der Nachkommen, die für weiße und die für rote Blüten, die für weiße und schwarze Haare, an sich schon bei ihrem Zusammentreffen bei der Befruchtung (Bastardierung) ein Mosaik geben können, also rot und weiß gestreifte Blüten, ein schwarz und weiß gefleckte Fell, ist nämlich nach dem, was die modernen, exakten Bastardierungsversuche ergeben haben, durchaus irrig; wenn ein Mosaik entsteht, muß eine besondere Anlage dafür (latent oder aktiv, aber äußerlich nicht kenntlich) in den Keimzellen wenigstens des einen Elters dem neuen Organismus mitgegeben worden sein.

Die Ursache der Abneigung, zwittrigen Organismen Keimzellen mit zwittriger Tendenz zuzuschreiben, beruht zum Teil wohl darauf, daß man zwei grundverschiedene Dinge nicht immer scharf genug auseinander gehalten hat. Die Spermatozoen einer hermaphroditischen Schnecke, die Pollenkörner einer Erbsenpflanze (resp. die generativen Kerne, die diese hervorbringen) sind natürlich „männlich", die Eier (resp. die Eizellen) „weiblich", aber nur in ihrer gegenseitigen Stimmung, in den Anpassungen, die ihre Vereinigung zu einer neuen Zelle möglich machen, also, wenn ich so sagen darf, rein vom reizphysiologischen Standpunkt aus und in Dingen, die damit zusammenhängen; über die Anlagen, die in ihnen stecken, und den Zustand der Anlagen, der eine bestimmte Tendenz hervorruft, ist damit gar nichts gesagt.

Wenn man einer Keimzelle, die in ihrer Stimmung und dem, was damit zusammenhängt, weiblich ist, sowohl die „männliche" als die „weibliche" Geschlechtstendenz zuschreiben kann, wie das ja vielfach geschieht, so kann man ihr natürlich auch die „zwittrige" zuschreiben, die, gleichzeitig beiderlei Anlagen zu aktivieren, die für die männlichen wie die für die weiblichen Organe, woraus dann der Hermaphroditismus resultiert.

Im wesentlichen die gleiche Annahme wie für die Keimzellen der Zwitter müssen wir auch für die einhäusigen Organismen machen, bei denen auf demselben Individuum zweierlei eingeschlechtige Blüten, männliche und weibliche, gebildet werden, nämlich, daß beiderlei Keimzellen, die männlichen sowohl als die weib-

Digitized by Google

lichen, die gleiche Tendenz haben, die, zu einem einhäusigen, nicht zu einem männlichen oder weiblichen Individuum zu werden. Jede Keimzelle überträgt so nicht das Geschlecht der Blüte, in der sie gebildet wurde, sondern das der ganzen Pflanze, auf der die verschiedenerlei Blüten entstehen.

Der Beweis läßt sich, außer auf dem wenigstens zurzeit nicht gangbaren Wege der künstlichen Parthenogenesis, wieder in ähnlicher Weise wie für die zwittrigen Pflanzen, durch die Bastardierung einer einhäusigen Art mit einer zweihäusigen, erbringen. Wenn die Bastarde rein einhäusig sind, wie das eine Elter, oder doch die Tendenz zur Einhäusigkeit deutlich erkennen lassen, so muß in den Keimzellen des einhäusigen Elters natürlich die Tendenz zur Einhäusigkeit und nicht die zur Trennung der Geschlechter auf verschiedene Individuen gesteckt haben — denn von dem diöcischen Elter kann die Tendenz zur Einhäusigkeit nicht stammen, und von einem der Eltern muß sie herrühren.

Ein solches Verhalten zeigt nun wirklich der Bastard, den Germain de Saint Pierre 1864 zwischen zwei Kürbisgewächsen, der einhäusigen Lagenaria vulgaris Ser. und dem zweihäusigen Sphaerosicyos sphaericus (E. Mey.) Cogn. (Lagenaria sphaerica Naud.), hergestellt hat: Er ist einhäusig, wie Lagenaria vulgaris[18]). Lange nicht so ausgesprochen aber immerhin deutlich genug hat sich auch bei den später zu beschreibenden Bastarden zwischen der einhäusigen Bryonia alba und der zweihäusigen B. dioica die Einhäusigkeit neben der überwiegenden Zweihäusigkeit geltend gemacht (S. 22, 26).

Später soll noch gezeigt werden (S. 31), daß die Annahme, die einhäusige Bryonia alba produziere Keimzellen, deren jede, wie die der zweihäusigen B. dioica, nur die Tendenz für ein Geschlecht enthielte, auch dadurch widerlegt wird, daß das Geschlecht verschieden ausfällt, je nachdem man ein B. dioica-Weibchen mit arteigenem Pollen oder dem der B. alba bestäubt.

An der einhäusigen Tendenz der Keimzellen einhäusiger Arten ist also nicht zu zweifeln. Trotzdem will ich noch auf einen weiteren experimentellen Beweis dafür hindeuten, den ich durch Versuche mit Dimorphotheca pluvialis erbringen zu können glaube. Bei dieser hübschen Gartenzierpflanze, die ungefähr wie unsere große Marguerite aussieht, sind in den Blütenköpfchen dreierlei Blüten vereinigt: Zu äußerst am Rande stehen weibliche,



Digitized by Google

die die weißen Strahlen bilden, dann folgen zwittrige, röhrenförmige, und zu innerst befinden sich männliche, ebenfalls röhrenförmige Blüten. Die Pflanze ist „trimonöcisch", wie der von Errera und Gevaert geschaffene Kunstausdruck lautet; Fig. 2 zeigt einen Längsschnitt durch das Köpfchen mit fast reifen Früchten. Hier haben wir also zweierlei männliche Keimzellen

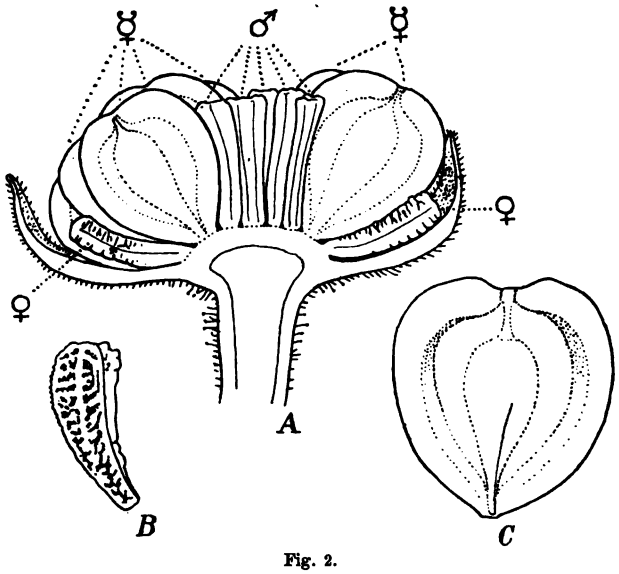



Fig. 2.

A fast reifes Fruchtköpfchen der Dimorphotheca pluvialis im Längsschnitt, ♀ Früchte der weiblichen Randblüten, ☿ Früchte der zwittrigen Scheibenblüten, ♂ verkümmerte Fruchtknoten der männlichen Scheibenblüten (4 ×). B reife Frucht einer weiblichen Randblüte, C reife Frucht einer zwittrigen Scheibenblüte (7,5 ×).

(Pollenkörner), solche aus den zwittrigen Blüten, ♂ zw, und solche aus den männlichen Blüten, ♂ m, und zweierlei weibliche Keimzellen (Eizellen), solche aus den zwittrigen Blüten, ♀ zw, und solche aus den weiblichen Blüten, ♀ w. Die Embryonen können deshalb auf verschiedene Weise entstehen:

1. ♀ zw + ♂ zw, 2. ♀ zw + ♂ m, 3. ♀ w + ♂ zw, 4. ♀ w + ♂ m,

sodaß viererlei Klassen unterschieden werden können. Hätten nun die Keimzellen verschiedene Tendenzen, je nachdem sie in einer männlichen, einer weiblichen oder einer zwittrigen Blüte gebildet worden sind, so müßten wir verschiedenerlei Nachkommen erhalten. In Wirklichkeit geben aber alle Samen die gleiche Nachkommenschaft. Es ist z. B. leicht, die aus den weiblichen Randblüten entstandenen einsamigen Früchte von den aus den zwittrigen Scheiben-

Digitized by Google

blüten hervorgegangenen zu trennen, denn sie haben ein sehr verschiedenes Aussehen (vergl. Fig. 2, B, C). Sät man sie aber getrennt aus, so ist kein Unterschied in den Blüten der so entstandenen Pflanzen zu finden[19]). Alle Keimzellen der Dimorphotheca müssen also die Tendenz haben, wieder eine trimonöcische Nachkommenschaft zu geben.

Zusammenfassend können wir deshalb sagen: Alle Keimzellen einer zwittrigen Pflanze haben die gleiche Tendenz, wieder zu zwittrigen Pflanzen zu werden, mögen sie in Staubgefäßen oder Fruchtblättern gebildet sein, und alle Keimzellen einer einhäusigen (monöcischen) Pflanze haben ebenfalls die gleiche Tendenz, wieder zu einhäusigen Pflanzen zu werden, gleichgültig ob sie in männlichen oder in weiblichen Blüten gebildet wurden. Bei zwittrigen und einhäusigen Pflanzen ist also die Tendenz der Keimzellen bekannt, wir können sie zur Ermittelung der unbekannten Tendenz der getrenntgeschlechtigen, zweihäusigen Pflanzen durch Bastardierung verwenden.

### B. Die Versuche mit Bryonia alba und B. dioica.

Die ersten positiven Ergebnisse lieferte mir ein Bastard zwischen zwei Kürbisgewächsen. Aus der Gattung Bryonia (Zaunrübe) kommen in Mitteleuropa zwei Spezies wild vor und werden auch gelegentlich zur Bekleidung von Lauben gezogen: Bryonia alba L. und B. dioica Jacqu. Beides sind Kletterpflanzen, die sich im Gebüsch mit ihren Ranken emporarbeiten und im Boden von Jahr zu Jahr mächtiger werdende Rüben bilden. Wie alle Kürbisgewächse haben auch die Bryonien getrenntgeschlechtige Blüten. Die schwarzfrüchtige B. alba bildet aber am selben Sproß zunächst Doldentrauben mit männlichen Blüten und dann solche mit weiblichen Blüten[20]), ist also einhäusig, monöcisch; die rotfrüchtige B. dioica dagegen ist, wie schon der Name sagt, zweihäusig, diöcisch. Hier trägt also, mit seltenen Ausnahmen[21]), jede Pflanze nur einerlei Blütenstände, entweder männliche oder weibliche. Von B. alba gibt es nur einerlei Pflanzen, einhäusige, von B. dioica zweierlei, Männchen und Weibchen.

Die Versuche begann ich 1900; auf Ergebnisse daraus habe ich schon einige Male hingewiesen[22]), ich folge hier aber nicht der Reihenfolge dieser gelegentlichen Veröffentlichungen.

Digitized by Google

Versuch I. Bryonia dioica ♀ + B. alba ♂.

Blütenstände einer weiblichen Pflanze der B. dioica, die frühzeitig durch sehr feinmaschige Gaze geschützt worden waren, wurden zur geeigneten Zeit mit Pollen der B. alba bestäubt und wieder geschützt. Sie setzten gut an; auch die Samen keimten gut. Ich erhielt elf Bastarde und zwar **lauter entschieden weibliche Pflanzen.**

Bei einem Teil waren freilich zunächst am Hauptsproß einige männliche Blütenstände gebildet worden, die aber gewöhnlich vor der völligen Entwickelung abdorrten*). Ganz ausnahmsweise, wenn mehrere männliche Inflorescenzen angelegt worden waren, sah ich dann bei den obersten eine männliche Blüte auch wirklich zur Entfaltung kommen. Durch frühzeitiges Entfernen des Sproßgipfels über jenen Anlagen wären sie gewiß zu normaler Ausbildung zu bringen gewesen; dieser Versuch steht noch aus. Das Steckenbleiben der ersten Blütenstände zeigt sich auch bei den rein weiblichen Bastarden und den reinen B. dioica-Pflanzen beiderlei Geschlechtes, ist also keine Eigentümlichkeit des Bastardes.

Bei den weiblichen Stöcken der B. dioica, die ich aus Samen zog (vergl. Versuch II, S. 24), fand ich von Anfang an nur weibliche Blütenstände. Daß der Bastard zunächst oft einige männliche Blütenstände bildet, beweist also, daß sich bei ihm die Einhäusigkeit der B. alba auch etwas geltend macht, und dies wieder, daß die männlichen Keimzellen dieser einhäusigen Art die Tendenz gehabt haben müssen, ein einhäusiges, nicht ein männliches Individuum hervorzubringen (vergl. S. 19). Die sechs Pflanzen des Bastardes, die sich derartig verhalten hatten, und die ich im nächsten Jahr wieder untersuchen konnte, bildeten diesmal alle von Anfang an nur weibliche Blüten, und keine der fünf Pflanzen, die schon im ersten Jahre nur weibliche hervorgebracht hatten, gab im zweiten auch nur einen männlichen Blütenstand. Danach dürfte wenigstens zum Teil in Ernährungsverhältnissen der Grund zu suchen sein,

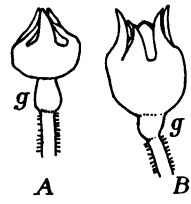



Fig 3.
A, B männliche Blüten des Bastardes Bryonia dioica + alba, bei g der rudimentaere Fruchtknoten (6 ×).

*) Auf der Grenze zwischen dem männlichen und weiblichen Abschnitt kamen auch gemischte Blütenstände vor, wie sie Hildebrand[11]) für Bryonia alba beschrieben hat, außerdem aber noch scheinzwittrige Blüten: männliche mit stark entwickeltem Rudiment des unterständigen Fruchtknotens, der sonst ganz fehlt. Fig. 3 zeigt einige solche Blüten.

Digitized by Google

warum der Bastard das eine Mal zunächst einige männliche Blütenstände bildet, also die Eigenschaft der B. alba etwas hervortreten läßt, das andere Mal nicht, also die Eigenschaft der B. alba ganz unterdrückt und die der B. dioica rein entfaltet. Daß daneben noch individuelle, erbliche Verschiedenheiten der die Eizellen liefernden Bryonia dioica-Stöcke eine Rolle spielen, wie manche Beobachtungen bei der Wiederholung des Versuches im großen mir nahe legen, wage ich noch nicht bestimmt zu behaupten.

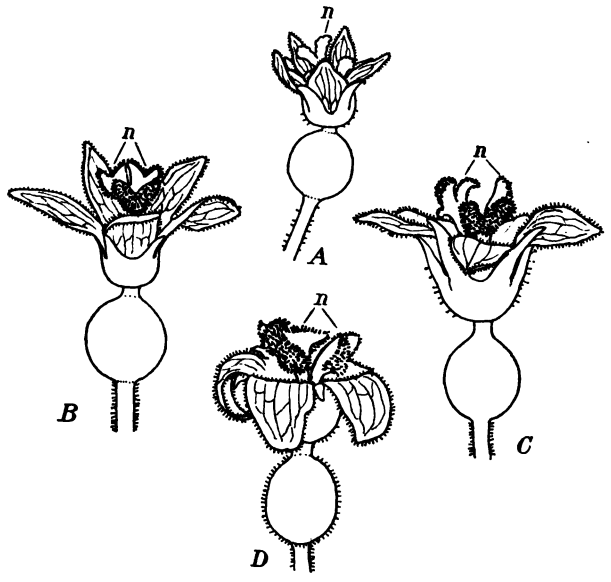



Fig. 4.

Weibliche Blüten: A von Bryonia alba, D von B. dioica, B, C vom Bastard zwischen beiden. Die Behaarung ist nur bei den Narben (n) genau eingetragen, sonst nur am Rand angedeutet. (3 ×)

In den einzelnen Blütenmerkmalen ist der Bastard teils intermediär (so in dem Verhältnis zwischen Kron- und Kelchzipfeln), teils der B. dioica sehr stark genähert (so in der Behaarung der Narbe)'; Fig. 4 zeigt das deutlich. Im übrigen fiel auch mir die große, von Bitter [25]) mit Recht hervorgehobene Variabilität der B. dioica auf.

Alle Exemplare waren völlig steril: Ohne Bestäubung der Narben mit dem Pollen der Eltern vergrößerten sich die Fruchtknoten kaum; mit dem Pollen der Eltern belegt, schwollen sie wohl an und reiften zu scheinbar normalen roten Beeren, die aber

Digitized by Google

stets keine oder völlig taube Samen enthielten; so viele ich untersuchte, ich fand nicht einen tauglichen.

Dieser erste Versuch lehrt also zunächst, daß das Merkmal der Geschlechtertrennung auf verschiedene Individuen (Zweihäusigkeit, Diöcie) über das Merkmal der Geschlechtertrennung auf demselben Individuum (Einhäusigkeit, Monöcie) dominiert, zwar nicht vollkommen, aber beinahe so, denn der Bastard ist teils rein eingeschlechtig, teils nahezu so ausgefallen. Dann zeigt der Versuch, daß die weiblichen Keimzellen (Eizellen) der B. dioica vor der Befruchtung, progam, schon eine bestimmte Geschlechtstendenz gehabt haben müssen, und zwar alle dieselbe. Wäre das nicht der Fall gewesen, hätten sie beide Anlagenkomplexe, den männlichen und den weiblichen, in gleicher Aktivität enthalten, und hätte der Zufall (oder äußere Einflüsse) entschieden, ob die Bastardpflanzen das männliche oder weibliche Geschlecht erhalten sollten, so hätten nicht alle dasselbe Geschlecht bekommen können. Endlich lehrt der Versuch, daß die weiblichen Keimzellen die Tendenz hatten, zu weiblichen Pflanzen zu werden, also die, wieder solche Pflanzen hervorzubringen, wie die waren, auf denen sie gebildet wurden. (Sexualphysiologische Stimmung und Entwicklungstendenz sind hier also beide „weiblich".)

Wir fassen zusammen: Der Versuch I beantwortet die Frage, ob eine Tendenz für ein bestimmtes Geschlecht progam vorhanden sei und was für eine, für die Keimzellen der weiblichen Pflanze dahin, daß sämtliche die gleiche, weibliche Tendenz haben.

### Versuch II. Bryonia dioica ♀ + B. dioica ♂.

Es wurden die Blüten desselben weiblichen Stockes, der zu Versuch I gedient hatte, mit Pollen eines männlichen Stockes derselben Spezies bestäubt, und zwar ebenfalls mit allen Vorsichtsmaßregeln, um ein ganz reines Resultat zu erhalten. Von den 67 Keimlingen kamen im ersten Jahre 41 zur Blüte; davon waren 21 männlich und 20 weiblich.

Versuch II zeigt also — was ja von vornherein zu erwarten war —, daß die weiblichen Keimzellen (Eizellen) der Bryonia dioica nach der Bestäubung mit dem Pollen einer männlichen Pflanze derselben Art beiderlei Nachkommen, männliche und weibliche, in annähernd gleichen Zahlen geben. Kombiniert man

Digitized by Google

dieses Ergebnis mit dem von Versuch I, so ist ganz sicher, daß die Eizelle zwar eine bestimmte Geschlechtstendenz besitzen muß, daß jedoch das Geschlecht nicht unabänderlich in ihr bestimmt sein kann — sonst hätten bei Versuch II ja alle Nachkommen wie bei Versuch I weiblich werden müssen. Die männlichen Keimzellen müssen also auch eine Rolle bei der Geschlechtsbestimmung gespielt haben. Denn bis auf die verschiedene Herkunft der männlichen Keimzellen sind bei beiden Versuchen die Bedingungen ganz gleich gewesen.

Noch 1902 hat Beard die Frage nach einem Einfluß der Befruchtung auf das Geschlecht als „no any longer worthy of serious discussion" angesehen, und v. Lenhossék (1903) und O. Schultze (1903) haben sich in ähnlicher Weise geäußert. Daß die Verhältnisse bei der Honigbiene nicht streng beweisend sind, obschon sie immer und immer wieder, auch in neuester Zeit, einen Beweis für den geschlechtsbestimmenden Einfluß des Spermatozoon abgeben müssen[24]), darin muß ich Beard durchaus zustimmen. Wie die zuerst von Dzierzon angestellten Bastardierungsversuche zwischen einer deutschen Königin und einer italienischen Drohne lehren, können Drohneneier gelegentlich befruchtet werden und geben dann Drohnen (oder Zwitter) mit Merkmalen der italienischen Biene, während die große Mehrzahl der übrigen Drohnen rein deutsche Merkmale zeigt. Dementsprechend haben auch Weismann und Petrunkewitsch in einem Drohneneie ein Spermatozoon gefunden. Die Versuche mit Bryonia halte ich aber für durchaus zwingend und einwandsfrei.

Wenn also auch feststeht, daß die männlichen Keimzellen bei Bryonia eine Rolle bei der Geschlechtsbestimmung spielen müssen, so ist doch damit über die Art, wie sie sich dabei betätigen, durch den Versuch II noch nicht entschieden. Sein Ergebnis verträgt sich mit mancherlei Annahmen, z. B. mit der, daß alle männlichen Keimzellen die gleiche Tendenz hätten, die, ein männliches Individuum zu werden. Nach dem Zusammenkommen mit den weiblichen Keimzellen mit ihrer weiblichen Tendenz, bei der Befruchtung, fände dann ein Wettstreit statt, aus dem in der Hälfte der Fälle die männliche Tendenz der männlichen Keimzellen, in der Hälfte der Fälle die weibliche Tendenz der weiblichen als Sieger hervorginge, und so ca. 50 % männliche und ca. 50 % weibliche Nachkommen entstünden. Daß diese Annahme nicht zutrifft, lehrt der folgende Versuch.

Digitized by Google

Versuch III. Bryonia alba ♀ + B. dioica ♂.

Für diesen Versuch wurden einige Blütenstände aus dem weiblichen Abschnitt eines Triebes der Bryonia alba lange vor dem Öffnen der ersten Blütenknospen sorgsam geschützt, zur geeigneten Zeit mit dem Pollen eines bestimmten Stockes der B. dioica bestäubt und wieder geschützt. Auch hierbei setzten die Fruchtknoten sehr leicht an, die Früchte reiften gut (sie wurden natürlich schwarz, wie die der B. alba stets sind), und die Samen keimten auch leicht. Die Bastarde waren alle, wie bei Vers. I, ausgesprochen zweihäusig (diöcisch), diesmal war aber **die Hälfte männlichen, die Hälfte weiblichen Geschlechtes.** Von 87 Keimlingen blühten im ersten Jahre 76, davon waren 38 männlich, 38 weiblich, und zwar 10 von Anfang an, 28 erst nachdem sie, wie die Pflanzen von Vers. I, einige männliche, verkümmernde Blütenstände angelegt hatten. Mit dem Pollen der männlichen Pflanzen konnte weder die Bryonia alba noch die B. dioica erfolgreich bestäubt werden, er kann aber die Bildung tauber Früchte anregen[24b]).

Zunächst sehen wir also wieder, daß das Merkmal der Geschlechtertrennung auf demselben Individuum (Einhäusigkeit, Monöcie) gegenüber dem Merkmal Geschlechtertrennung auf verschiedene Individuen (Zweihäusigkeit, Diöcie) rezessiv ist, wenn auch nicht ganz vollkommen. Das war nach dem Ergebnis von Versuch I zu erwarten; beachtenswert ist, daß die männlichen Pflanzen keine Spur von weiblichen Blüten erkennen ließen, etwa am Ende der Sprosse, daß darin also die B. dioica stets absolut dominierte.

Dann können wir feststellen, daß die Entscheidung über das Geschlecht des einzelnen Bastard-Individuum wieder, wie bei Versuch II, durch die männlichen Keimzellen gebracht sein muß — denn daß die Bryonia alba mit ihrem eigenen Pollen wieder einhäusige, nicht zweihäusige Nachkommen gibt, ist selbstverständlich. Es ist das ein zweiter, vom ersten unabhängiger Beweis gegen eine unabänderliche progame Bestimmung der weiblichen Keimzellen und für den Einfluß der männlichen, also den Einfluß der Befruchtung.

Diese männlichen Keimzellen der Bryonia dioica können nicht alle von gleicher Beschaffenheit gewesen sein, sonst hätte die Nachkommenschaft einförmig ausfallen müssen, da ja die weiblichen Keimzellen der B. alba sicher auch von gleicher Beschaffenheit (zur Hervorbringung einer einhäusigen Pflanze disponiert) sind.

Digitized by Google

Speziell können die männlichen Keimzellen der B. dioica nicht alle die männliche Tendenz besitzen, da sonst ja alle Bastarde — bei dem Dominieren der Zweihäusigkeit — hätten männlich ausfallen müssen. Sie können aber auch nicht nur mit der Tendenz zur Diöcie — die muß auf jeden Fall vorhanden sein —, aber ohne Tendenz für ein bestimmtes Geschlecht ausgestattet gewesen sein, und das Geschlecht der Bastarde durch den Zufall bedingt, sonst hätten wir bei Versuch II, wo eben diese männlichen Keimzellen mit lauter weiblichen mit bestimmter Geschlechtstendenz, der weiblichen nach Versuch I, zusammentrafen, lauter gleiche, weibliche Pflanzen erhalten müssen. So bleibt, soviel ich sehe, nur die Annahme übrig, daß die männlichen Keimzellen der B. dioica zur Hälfte die Tendenz besitzen, zu einem männlichen Individuum zu werden, und zur Hälfte die Tendenz, zu einem weiblichen zu werden.

Wir können die Ergebnisse aller drei Versuche in folgender Weise zusammenstellen, wobei wir runde Zahlenwerte einfügen:

Vers. I: 100 ♀ Keimz. von Bryonia dioica + 100 ♂ Kz. von B. alba = 100 ♀ Bastarde.

Vers. II: 100 ♀ Kz. von B. dioica + 100 ♂ Kz. von B. dioica = 50 ♀ und 50 ♂ B. dioica.

Vers. III: 100 ♀ Kz. von B. alba + 100 ♂ Kz. von B. dioica = 50 ♀ und 50 ♂ Bastarde.

Daraus läßt sich von der Geschlechtsbestimmung bei Bryonia dioica folgendes Bild entwerfen:

Die Keimzellen haben sämtlich eine progame Geschlechtstendenz, die männlichen (Pollenkörner) zur Hälfte die für das männliche Geschlecht, zur Hälfte die für das weibliche Geschlecht — wir können sie als ♂ (m) und ♂ (w) unterscheiden, die weiblichen (Eizellen) sämtlich die für das weibliche Geschlecht — wir bezeichnen sie mit ♀ (w). Bei der Befruchtung kommen also mit den stets weibliche Tendenz besitzenden Eizellen zum Teil männliche Keimzellen (K Z) mit der männlichen, zum Teil männliche Keimzellen mit der weiblichen Tendenz zusammen, z. B. also

$$100\ \text{KZ}\ ♀\,(w) + \begin{cases} 50\ \text{KZ}\ ♂\,(m) & \text{A)} \\ 50\ \text{KZ}\ ♂\,(w) & \text{B)} \end{cases}$$

und nun entscheidet sich erst, syngam, das Geschlecht der Embryonen. Wenn beide Keimzellen die gleiche Tendenz haben — es kann das ja nur die weibliche sein, Fall B in obigem Schema — wird die Pflanze weiblich, besitzen sie ungleiche Tendenzen — Fall A in

Digitized by Google

obigem Schema —, so hängt das Ergebnis von der gegenseitigen Stärke der Tendenzen beim Zusammenstoß ab. Dabei kann aber nicht der Zufall unter annähernd gleich starken Gegnern entscheiden und bald dem einen, bald dem andern zum Sieg verhelfen, wir erhielten sonst zuviel Weibchen und zuwenig Männchen. Denn zu den 50% weiblicher Nachkommen, die schon aus Fall B in obigem Schema hervorgehen, kämen dann noch etwa 25% dazu, sodaß wir ungefähr 75% weibliche und nur 25% männliche Nachkommen erhielten, statt je 50%. Das Stärkeverhältnis muß vielmehr von vornherein, ganz oder fast so, zugunsten der männlichen Keimzellen mit ihrer männlichen Tendenz verschoben sein; diese muß über die weibliche Tendenz der Eizellen, nahezu oder ganz, dominieren, sie unterdrücken, sodaß alle aus dem Fall A entstehenden Individuen männlich werden. Nur so kann die gesamte Nachkommenschaft aus 50% Weibchen und 50% Männchen bestehen.

Die Geschlechtsbestimmung ist also progam und syngam zugleich; die Entscheidung fällt syngam.

### C. Kritik der Versuche mit den Bryonien.

Das Ergebnis der Versuche kam mir sehr unerwartet. Das Auffallendste daran ist gewiß das ungleiche Verhalten der männlichen und der weiblichen Keimzellen; dort zweierlei Tendenzen, die männliche und die weibliche, hier nur eine, die weibliche. Ich habe mich deshalb lange nicht von der Gültigkeit überzeugen können und selbst alle mir aufstoßenden Einwände sorgfältig zu prüfen gesucht.

Zunächst könnte man einwenden, das Ergebnis der oben geschilderten Versuche, in erster Linie natürlich das von Versuch I und III, gelte nur für die paar einzelnen Individuen, die gerade als Eltern dienen mußten, es sei zufälliger Natur.

Um diesem sehr berechtigten Einwande zu begegnen habe ich nach und nach die Versuche mit einer ganzen Anzahl männlicher und weiblicher Stöcke der Bryonia dioica von verschiedener Herkunft wiederholt und dabei auch verschiedene Pflanzen der B. alba verwendet, sodaß ich bis jetzt im ganzen schon fast 1000 Bastarde unter den Händen gehabt habe. Dabei konnte ich stets das gleiche, schon geschilderte Verhalten beobachten. Nähere Angaben darüber finden sich unter den Zusätzen [25]). Auch sind

Digitized by Google

meine Versuche bereits in England nachgemacht worden[26]); natürlich mit Pflanzen ganz anderer Herkunft, aber mit demselben Resultat; in welchem Umfang, ist mir freilich nicht bekannt. Daß unser Ergebnis für Bryonia dioica und B. alba allgemeine Gültigkeit hat, daran ist also nicht zu zweifeln.

Ein zweiter Einwand könnte sich gegen die Verwertung des Versuches I (Bryonia dioica ♀ + alba ♂) wenden, der für die durchgängig gleiche und zwar weibliche Tendenz der Eizellen spricht. Schon der französische Botaniker Naudin [27]) und später W. O. Focke [28]) haben nämlich angegeben, daß Bryonia dioica (natürlich habituelle) Parthenogenesis zeige, und nach einer in neuerer Zeit erschienenen vorläufigen Mitteilung G. Bitters [29]) scheint dies ganz sicher gestellt zu sein. Da nun der Bastard in seinen Merkmalen auf den ersten Blick wirklich der B. dioica viel näher steht als der B. alba, könnte man annehmen, es läge gar kein wirklicher Bastard vor, sondern die bei Versuch I erzielte Nachkommenschaft sei auf parthenogenetischem Wege entstanden, wobei dann das übereinstimmende, weibliche Geschlecht nach dem, was wir sonst bei Parthenogenesis von Pflanzen beobachten, fast selbstverständlich wäre. Da mir Naudin's Angabe bekannt war, hatte ich von vornherein diese Möglichkeit im Auge behalten. Ich konnte aber zu der Zeit, wo die Bastardierungen ausgeführt wurden, im Anfang des Sommers, bei meinen weiblichen Bryonia dioica-Stöcken keine Parthenogenesis nachweisen. Bitter hat von seinem isolierten Bryonia-Weibchen auch nur am Ende der Vegetationszeit, im Herbst, Früchte erhalten; seine Mitteilung erschien erst, als obige Versuche schon angestellt waren, und da er sich die weitere Untersuchung vorbehalten hat, habe ich keine neuen unternommen. Darauf, daß Bitter's sämtliche 9 Pflanzen männlich waren, möchte ich einstweilen nicht zu viel Gewicht legen.

Man kann aber auch nicht einmal annehmen, der Blütenstaub der B. alba habe, ohne eine wirkliche Befruchtung zu vollziehen, nur die parthenogenetische Entwickelung der Eizellen der B. dioica angeregt — etwa so, wie nach Giard's Annahme die „faux hybrides" Millardet's zustande gekommen sind, wofür wir aber noch kein ganz sicheres Beispiel haben [29]). Denn dann bliebe die völlige Sterilität der bei Versuch I entstehenden Pflanzen unverständlich. Mir ist wenigstens kein einziger Fall bekannt, wo ein parthenogenetisch entstandener Nachkomme sich so verhalten hätte. Außer-

Digitized by Google

dem, und das ist die Hauptsache, sind ja doch noch kleine morphologische Unterschiede zwischen den fraglichen Pflanzen und der Bryonia dioica vorhanden; vor allem im Verhältnis der Länge von Kelch- und Kronzipfeln zeigt sich der Einfluß der B. alba deutlich, wie ein Blick auf Fig. 4 lehrt.

Der Versuch I hat also unzweifelhafte Bastarde ergeben.

Drittens könnte man einwenden, die weiblichen Keimzellen (Eizellen) der Bryonia dioica seien nicht alle von einer Tendenz, sondern, wie die männlichen, von zweierlei Art, sodaß etwa die Hälfte männliche, die Hälfte weibliche Tendenz besäße; die männlichen Keimzellen der B. alba seien aber, im Gegensatz zu den männlichen Keimzellen der Bryonia dioica, nur imstande, die Eizellen mit der weiblichen Tendenz zu befruchten, wodurch dann, bei der Dominanz der Diözie, bei Versuch I lauter Weibchen entstehen würden, während bei Versuch II, wo alle Eizellen befruchtet würden, zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Nachkommen entstünden.

Irgend ein Grund für die Annahme einer derartigen „selektiven" Befruchtung wäre freilich nicht einzusehen, vor allem da ja alle männlichen Keimzellen der Bryonia alba unter sich völlig gleich sein und, wie wir sahen, dieselbe einhäusige Tendenz besitzen müssen. Trotzdem hätte ich den Einwand noch statistisch zu prüfen gesucht, wenn er mir rechtzeitig in den Sinn gekommen wäre, wenn auch mit sehr geringer Hoffnung auf Erfolg. Träfe obige Annahme zu, so könnten sich natürlich nach der Bastardbestäubung nur die Hälfte der Eizellen entwickeln, die nach normaler Bestäubung mit arteigenem Pollen zu Embryonen werden können, wir könnten also nur die Hälfte der Samen erhalten, die wir unter gewöhnlichen Verhältnissen in einer gegebenen Anzahl Fruchtknoten gebildet finden. Das Ergebnis der Zählung wäre aber nur dann entscheidend ausgefallen, wenn die Zahl der Bastardsamen größer als die Hälfte der Zahl der normalen Samen gewesen wäre; denn eine geringere Samenzahl hätte ebensogut dadurch herauskommen können, daß die sexuelle Affinität zwischen den Keimzellen der beiden Bryonia-Arten geringer ist wie zwischen den Keimzellen der Bryonia dioica selbst, als dadurch, daß obige Annahme zuträfe. Ich hätte also bloß die Unrichtigkeit, nicht das Zutreffen des Einwandes beweisen können.

Viertens wollen wir für einen Augenblick die gleiche und ein-

Digitized by Google

häusige Tendenz der Keimzellen der Bryonia alba anzweifeln und annehmen, daß ihre Keimzellen ausgesprochene Tendenzen für je ein Geschlecht besäßen, wie die der B. dioica. Das müßten dann, bei der nahen Verwandtschaft der beiden Bryonia-Arten, die Tendenzen sein, die in den entsprechenden Keimzellen der B. dioica stecken. Es müßte also für das Geschlecht der Nachkommenschaft gleichgültig sein, ob ich ein Bryonia dioica-Weibchen mit Pollen der B. alba oder mit Pollen eines B. dioica-Männchens bestäubte; es wäre ganz unverständlich, warum im ersten Fall 100 % Weibchen, im anderen 50 % Weibchen und 50 % Männchen entstehen.

Das zeigt also unwiderlegbar, daß wenigsten die männlichen Keimzellen der Bryonia alba eine andere Geschlechtstendenz haben müssen, als die der B. dioica, und da diese die Tendenz zur Eingeschlechtigkeit und für ein bestimmtes Geschlecht besitzen, können die der B. alba keine solche Tendenzen haben, für sie bleibt nur die Tendenz zur Einhäusigkeit übrig.

Endlich könnte man noch behaupten, die Bastardbefruchtung bei unseren Experimenten I und III sei der normalen Befruchtung, wie sie bei Versuch II vorliegt, nicht gleichwertig, die Tendenz der weiblichen Keimzellen der B. dioica sei z. B. den männlichen Keimzellen der B. alba gegenüber eine andere, als den arteigenen männlichen gegenüber. Davon ist nur so viel richtig, daß die Stärke, mit der die in den Keimzellen der B. dioica steckende Tendenz sich entfaltet, beim Bastard eine andere werden kann, als bei Befruchtung innerhalb der Art, weil ja eine andere Tendenz als sonst durch die fremde zweite Keimzelle eingeführt wird. In der Tat sehen wir ja auch, daß die Bastarde nicht ganz rein diöcisch ausfallen; bei dem Bastard zwischen Sphaerosicyos sphaericus und Lagenaria vulgaris verschwindet die diöcische Tendenz sogar ganz (S. 19). Dabei bewegt sich aber der Bastard doch immer zwischen den beiden elterlichen Tendenzen; zur Annahme, daß die fremde, einhäusige Tendenz besitzende Keimzelle die Tendenz der diöcischen wirklich ändern, die männliche zur weiblichen machen könne, liegt auch nicht der geringste Grund vor. Das zeigt auch der gleich zu besprechende Versuch IV sehr deutlich.

Auch das Ergebnis der Bastardierungsversuche mit Gynodiöcisten, auf das ich zu sprechen kommen werde (S. 40), lehrt, daß es gleich ist, ob Keimzellen derselben Art oder verwandter Arten

Digitized by Google

zusammen kommen, sobald sie nur von korrespondierenden Geschlechtsformen, die weiblichen z. B. von Weibchen, die männlichen von Zwittern, stammen[30]).

### D. Ausdehnung der Versuche auf andere höhere Pflanzen. — Melandrium album + Silene viscosa.

Demnach scheint mir unser Ergebnis für Bryonia dioica vollkommen sichergestellt zu sein. Dagegen läßt sich einwenden, daß es nur für diese Art, oder nur für verwandte Formen gelte. Von vornherein wird man zwar auf eine allgemeine Gültigkeit, wenigstens für die Blütenpflanzen, schließen wollen, wirklich beseitigen läßt sich der Zweifel nur durch Wiederholung der Experimente mit Pflanzen aus anderen, möglichst verschiedenen Verwandtschaftskreisen. Die Auswahl ist leider nicht sehr groß.

Auf den einzigen mir bekannten ähnlichen Versuch mit Kürbisgewächsen, den Germain de Saint Pierre angestellt hat, habe ich schon hingewiesen (S. 19); da er fand, daß die Einhäusigkeit über die Zweihäusigkeit dominierte, lehrte das Ergebnis uns nichts über die Geschlechtstendenzen und die Geschlechtsbestimmung des zweihäusigen Elters.

Einige andere Versuche habe ich bereits in Angriff genommen; abgeschlossen ist nur einer. Er soll hier noch besprochen werden.

Schon Kölreuter hat probiert, einen Bastard herzustellen zwischen der auf unseren Wiesen und in Gebüschen häufigen weißen Lichtnelke, Melandrium album (Mill.) Garcke (M. vespertinum Sibth., usw.), die wir schon kennen gelernt haben (S. 9), und einer in Osteuropa heimischen, zuweilen in den botanischen Gärten kultivierten Spezies, die gewönlich in eine andere Gattung gestellt wird, der Silene viscosa Pers. (Cucubalus viscosus L., Melandrium viscosum Celak.)

Während Melandrium album streng zweihäusig ist, also aus Männchen und Weibchen besteht, wie Bryonia dioica, hat diese Silene viscosa Zwitterblüten. Einzeln fand ich freilich Individuen, bei denen in manchen Blüten die Staubgefäße deutlich verkümmerten, wo also zwittrige und weibliche Blüten zusammen auf demselben Stock vorkamen („Gynomonöcie"); meist sind die Individuen aber rein zwittrig, und rein weibliche habe ich nicht gesehen.

Versuch IV. Melandrium album ♀ + Silene viscosa ♂.

Diese Bastardierung, die unserem Versuch I mit Bryonia entspricht, ist 1766 Kölreuter[31]) gelungen. Er erhielt zunächst nur

Digitized by Google

ein Exemplar, wiederholte dann aber 1770 den Versuch und konnte weitere sechs Exemplare untersuchen, die dem ersten in allem ähnlich waren, im ganzen also sieben. Später hat auch Gärtner[32]) diesen Bastard hergestellt.

Ich habe den Versuch in größerem Maßstabe angestellt, indem ich die (sorgfältig geschützten) Blüten von 4 weiblichen Me-

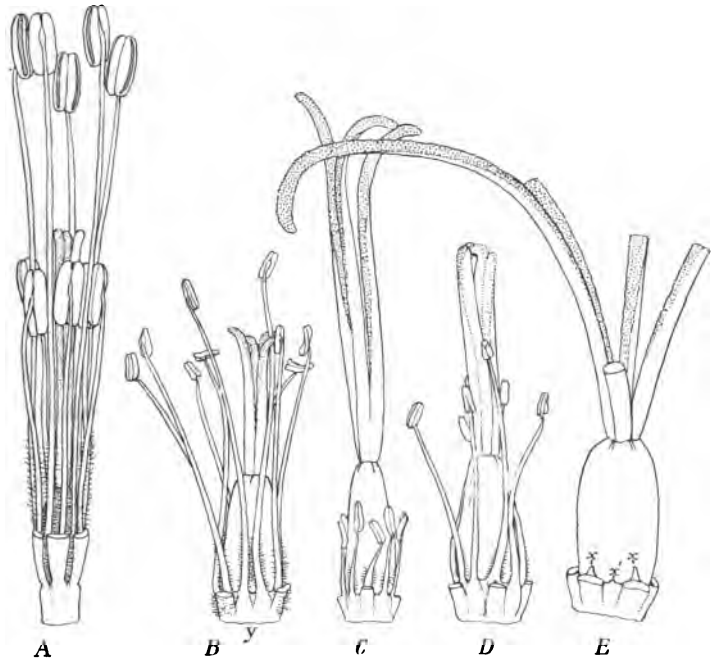



Fig. 5.

Staubgefäße und Pistill: A der Silene viscosa, E eines Weibchens von Melandrium album; B, C, D von verschiedenen Exemplaren des Bastardes Melandrium album + Silene viscosa. Die Blumenblätter sind bis auf kurze Stummeln weggeschnitten, die Stempel in sehr verschiedenen Entwickelungsstadien; auch bei C haben die Griffel noch nicht ihre volle Entwicklung erreicht, bei E sind sie, bis auf einen, abgeschnitten. Bei A ist der Fruchtknoten punktiert, um ihn zwischen den Staubfäden hervortreten zu lassen, bei B fehlt über y ein Blumenblatt und das zugehörige Staubgefäß. (3 ×)

landrium-Pflanzen (drei davon gehörten zur reinen Art M. album, eine zum Bastard M. album + M. rubrum) mit dem Pollen mehrerer rein zwittriger Individuen der Silene viscosa bestäubte. Die Fruchtknoten setzten stets an und entwickelten sich zu ganz normalen Kapseln, wenn auch relativ wenig keimfähige Samen gebildet wurden. Geblüht haben bis jetzt 27 Pflanzen.

Alle diese Bastarde stimmten untereinander und mit denen Kölreuter's in den Punkten überein, die uns hier interessieren müssen.



Digitized by Google

Während Silene viscosa in ihren zwittrigen Blüten natürlich normal entwickelte Staubgefäße und Fruchtknoten besitzt (Fig. 5 A), haben die Blüten der weiblichen Stöcke des Melandrium album zwar einen vollkommen entwickelten Fruchtknoten, die Staubgefäße werden jedoch wohl noch angelegt, sind aber für gewöhnlich schließlich nur als kleine Höcker vorhanden (Fig. 5 E bei × und ×'). Der Bastard endlich (Fig. 5 B, C, D) hat einen völlig normal ausgebildeten Fruchtknoten, dagegen Staubgefäße, die nicht nur vollkommen funktionsunfähig, sondern auch in einem von Stock zu Stock verschiedenen Grade, aber immer stark rückgebildet sind. So stark wie in den Blüten der weiblichen Melandrium-Stöcke, bis auf kleine Höcker, sind sie jedoch nie reduziert.

Die Blüten des Bastardes sind, wie die der Silene viscosa, ausgeprägt „protandrisch", d. h. die Staubgefäße entwickeln sich vor den Narben. Da es mir darauf ankam, die Ausbildung der Staubgefäße zu zeigen, habe ich für die Bilder A bis D von Fig. 5 ungleich weit entwickelte, immer aber junge Blüten ausgewählt, mit noch unvollkommen ausgebildeten Griffeln. Ich erwähne dies besonders, damit man aus den Bildern nicht etwa schließt, mit der Ausbildung der Staubgefäße gehe beim Bastard eine Reduktion des Stempels gegenüber dem Melandrium album Hand in Hand.

Die Zwittrigkeit der Silene viscosa macht sich also beim Bastard deutlich bemerkbar, noch deutlicher als bei dem Bryonia-Bastard die Einhäusigkeit der B. alba; trotzdem sind alle Pflanzen ausgesprochen weiblich, genau wie bei Versuch I. Es müssen also auch bei dem zweihäusigen M. album, wie bei Bryonia dioica, die weiblichen Keimzellen (Eizellen) schon progam eine bestimmte Tendenz haben, und zwar alle dieselbe, die, weibliche Nachkommen zu geben. Hätte ein Teil der Eizellen progam die männliche Tendenz besessen, so hätte ein Teil der Bastarde männlich ausfallen müssen.

Die definitive Entscheidung über das Geschlecht der Nachkommenschaft muß aber auch bei Melandrium erst bei der Befruchtung erfolgen, denn dieselben Weibchen, die bei der Bestäubung mit Pollen der Silene viscosa nur Weibchen oder, wenn man will, Zwischenformen zwischen Weibchen und Zwittern gegeben haben, hätten mit dem Pollen der Melandrium-Männchen — wie bei Versuch II die Bryonia-Weibchen mit arteigenem Pollen — annähernd zur Hälfte weibliche, zur Hälfte männliche Nachkommen

Digitized by Google

geliefert. Das geht unter anderm aus den zahlreichen Versuchen Strasburger's (1900) hervor, eigene Versuche ergaben natürlich dasselbe Resultat.

Der umgekehrte Versuch, bei dem kastrierte Blüten der Silene viscosa mit dem Pollen des Melandrium album bestäubt wurden, also der Parallelversuch zu unserem Versuch III, war schon Kölreuter mißlungen und gab mir zwar gut ausgebildete Kapseln, aber stets nur taube Samen, obwohl ich mehrere Individuen der Silene probierte und den Pollen verschiedener Melandrium-Stöcke verwendete. Über die Tendenz der männlichen Keimzellen des Melandrium album kann ich also keine experimentell begründeten Angaben machen. Gärtner will von Silene viscosa als ♀ und M. rubrum als ♂ eine Pflanze erhalten haben, die der umgekehrten Verbindung, unserem Versuch IV, genau entsprochen haben soll, also weiblich gewesen sein müßte. Daraus ließe sich schließen, daß mindestens ein Teil der männlichen Keimzellen des Melandrium die weibliche Tendenz gehabt haben müsse, doch möchte ich auf Gärtners Angabe bei seinen sonstigen vielfachen Versehen nicht zuviel Gewicht legen.

Andere Versuche, bei denen Melandrium album mit zwittrigen Verwandten bastardiert werden sollte, schlugen mir fehl; speziell konnte ich den Bastard mit Melandrium noctiflorum Fr. (Silene noctiflora L.) auf keinem der beiden möglichen Wege gewinnen, obwohl ich drei Sommer hindurch wiederholte Versuche anstellte. Er war auch Kölreuter nicht gelungen; Gärtner hat einmal mit M. rubrum als Weibchen den entsprechenden Bastard hergestellt. Er war weiblich und wäre für uns von besonderem Interesse, weil ihn Gärtner etwas fruchtbar fand, während sich Melandrium album + Silene viscosa Kölreuter, Gärtner und mir völlig steril erwies.

### E. Versuche mit Zwischenstufen zwischen rein zwittrigen und rein getrenntgeschlechtigen Arten.

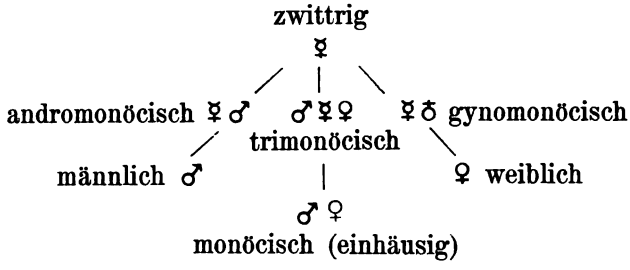
Bisher haben wir nur die drei auffälligsten Typen der Geschlechterverteilung bei den höheren Pflanzen: Zwittrigkeit, Monöcie und Diöcie, berücksichtigt. In Wirklichkeit sind aber die Verhältnisse durch allerhand Zwischenstufen, die seit Linné als „polygam" zusammengefaßt werden, oft viel komplizierter. Darwin hat 1877 in seinem berühmten Buche „The different forms of flowers" hier zuerst bessere Ordnung geschaffen, wenngleich die



Digitized by Google

Fülle der Erscheinungen noch viel größer ist, als er annahm, wie das später z. B. von V. B. Wittrock[33]) für den Spitzahorn (Acer platanoides) und von A. Schulz[34]) für viele andere Pflanzen gezeigt wurde.

Es schieben sich nämlich zunächst einmal zwischen die Individuen mit lauter zwittrigen Blüten und die mit lauter eingeschlechtigen, männlichen oder weiblichen, als Bindeglieder Individuen ein, die zwittrige und eingeschlechtige Blüten tragen. Sind es zwittrige und weibliche, so spricht man von Gynomonöcie, sind es zwittrige und männliche, von Andromonöcie, sind es endlich zwittrige, männliche und weibliche Blüten, von Trimonöcie. Schematisch kann man die verschiedene Geschlechtsbildung beim einzelnen Individuum in folgender Weise darstellen:




Man kann sich vorstellen, daß die Zwischenstufen nicht nur rein morphologisch solche sind, sondern auch phylogenetisch so aufgefaßt werden dürfen, die gynomonöcischen Individuen z. B. also noch auf dem Wege sind, aus rein zwittrigen zu rein weiblichen zu werden, oder auf ihm stehen geblieben sind. Damit soll nicht gesagt sein, daß in allen Fällen die weiblichen Individuen auf diese Weise entstanden seien, sie mögen außerdem direkt durch einen großen „Sprung“ aus zwittrigen hervorgegangen sein. Speziell auch die Monöcie kann in verschiedener Weise entstanden gedacht werden, außer über die Trimonöcie hinweg, wie oben angenommen, auch direkt aus der zwittrigen Stammform, aus einer gynomonöcischen Form durch Verwandlung der zwittrigen Blüten in männliche usw.

Von den verschiedenen Zuständen des Einzelindividuum sind nun je nach der Spezies verschiedene wirklich nachweisbar, bald nur einer, bald mehrere gleichzeitig. Dimorphotheca pluvialis ist z. B., wie wir gesehen haben (S. 20), trimonöcisch, die Gurke, der Kürbis, die Bryonia alba sind monöcisch schlechtweg. Bei Diöcie sind, wie bei Bryonia dioica oder Melandrium

Digitized by Google

album, nur die Endstadien, männliche und weibliche Individuen, vorhanden, bei „Triöcie", z. B. bei der Esche, außerdem noch Zwitter. Oder es ist die Differenzierung nur in einer Richtung, nach dem weiblichen oder nach dem männlichen Geschlecht hin, erfolgt. So sind häufig nur zwittrige und weibliche Individuen, ohne männliche, vorhanden, bei der „Gynodiöcie", oder seltener zwittrige und männliche, ohne weibliche, bei der „Androdiöcie".

Sehr oft sind außerdem dann noch die entsprechenden Zwischenstufen da, bei den Gynodiöcisten noch „gynomonöcische", bei den Androdiöcisten noch „andromonöcische" Individuen. Es kann aber auch die rein zwittrige Ausgangsform ganz fehlen, eine gynodiöcische Art also z. B. nur aus gynomonöcischen und weiblichen Individuen bestehen. So verhält sich, wenigstens in meinen Kulturen, das oft als Küchengewürz gezogene Bohnen- oder Pfefferkraut (Satureia hortensis). Oder es sind, wie bei Silene viscosa (S. 32), außer rein zwittrigen noch gynomonöcische aber keine rein weiblichen Individuen vorhanden.

Besonders interessant sind jene Arten, bei denen die Differenzierung in beiden Richtungen vor sich gegangen ist, und wo die Zwischenstufen auch noch vorhanden sind. So ist es z. B. nach A. Schulz's Ermittelungen bei unserem gewöhnlichen „Taubenkropf", Silene vulgaris (Mönch) Garcke (S. inflata Sm.), der in zwittrigen, gynomonöcischen, weiblichen, andromonöcischen und männlichen Individuen vorkommt. Diese verschiedenen Individuen sind nicht überall gleich häufig; so muß ich gestehen, daß ich bis jetzt noch keine rein männliche Pflanze gefunden habe, sondern nur mehr oder weniger andromonöcische. Es liegt nahe, sich die zweihäusigen Pflanzen aus derartigen Polygamisten durch Verschwinden der zwittrigen Urform und der Zwischenstufen entstanden zu denken. Das ist natürlich nur einer der denkbaren Wege; man kann die Diöcie ja auch aus der Monöcie hervorgehen lassen, dadurch, daß bei den einen Individuen die weiblichen, bei den anderen die männlichen Blüten wegfallen, oder aus der Gynodiöcie durch Umbildung der zwittrigen Individuen in männliche usw. Welcher Weg wirklich eingeschlagen wurde, läßt sich bestenfalls wohl nur mutmaßen; für Bryonia dioica wird durch die Existenz der B. alba die zweite, für Melandrium album durch jene der Silene vulgaris die erste Entstehungsweise plausibel.

Bei den Tieren ist von all diesem Reichtum in der Geschlechterdifferenzierung, aus leicht verständlichen Gründen, wenig zu finden.

Digitized by Google

Androdiöcie kommt, wie allbekannt, bei Cirrhipeden und Nematoden vor und hat zu der Ansicht Anlaß gegeben, daß beim angenommenen Übergang der Diöcie in den Hermaphoditismus dieser beim Weibchen aufgetreten sei[35]); Gynodiöcie gibt A. Lang[8]), resp. Hescheler für Mollusken als gelegentliches Vorkommen an: wenn bei zwittrigen Arten ausnahmsweise eingeschlechtige Individuen auftreten, sind es stets Weibchen[35a]).

Unsere Kenntnisse solcher verschiedenartiger Geschlechtsformen bei derselben Art bedürfen noch sehr der Vertiefung. Fast alles, was wir darüber wissen, ist durch Beobachtung im Freien gewonnen worden. Sorgfältige Untersuchung desselben Individuum während der ganzen Blütezeit und experimentelle Eingriffe haben aber in den Fällen, wo zweierlei Blüten nebeneinander auf demselben Stock vorkommen, gelehrt, daß teils der Ort, wo die Blüte entsteht, teils äußere Einflüsse über das Geschlecht entscheiden. So können bei Satureia hortensis die gynomonöcichen Individuen zuzeiten rein zwittrig, zuzeiten rein weiblich sein (S. 51). Eine einmalige Untersuchung jedes Exemplares, wie sie im Freien die Regel ist, kann also ein sehr unrichtiges Bild von der Geschlechterbildung derartiger Spezies geben.

Wenn wir die polygamen Pflanzenarten als phylogenetische Bindeglieder zwischen zwittrigen und zweihäusigen Arten auffassen dürfen, so muß ihre Geschlechtsbestimmung für uns von besonderem Interesse sein, denn sie sollten den Schlüssel zum Verständnis der Phylogenie der Geschlechtsbestimmung der Diöcisten liefern. Leider sind gerade darüber unsere Kenntnisse zurzeit noch sehr mangelhaft. Alles was wir bis vor kurzem wußten, beruhte, von je einem Versuche Darwin's[36]) mit Thymus Serphyllum und Willis'[37]) mit Origanum vulgare (beides Gynodiöcisten) abgesehen, auf vagen Vermutungen. Der Anfang zu einer experimentellen Behandlung des Problems ist erst vor kurzem durch eigene Untersuchungen[38]) und solche des dänischen Botanikers Raunkiaer[39]) gemacht worden. Wir wollen hier nur die bestuntersuchten Fälle, bei denen es sich ebenfalls um Gynodiöcisten handelt, ganz kurz ins Auge fassen.

Beim Bohnenkraut (Satureia hortensis) haben wir, wie wir schon sahen (S. 37), zweierlei Pflanzen: rein weibliche und „gynomonöcische", also solche, die zwittrige und weibliche Blüten mit und nacheinander hervorbringen. Diese mehr oder weniger zwittrigen Stöcke fruchten mit ihrem eigenen Pollen; ihre Nachkommen sind, bis auf ganz einzelne weibliche Pflanzen, wieder

Digitized by Google

mehr oder weniger zwittrig. Die weiblichen Stöcke können natürlich nur mit dem Pollen der mehr oder weniger zwittrigen Stöcke Samen hervorbringen, sodaß wir hier also einen Parallelfall zu unserem Versuch IV mit Melandrium album und Silene viscosa haben (S. 32), nur daß der Pollen von derselben, nicht von einer fremden Spezies herrührt. Wir erhalten auch ein ganz ähnliches Resultat: Fast sämtliche Nachkommen der weiblichen Pflanzen sind wieder weiblich; es sind nur einzelne zwittrige darunter. Das Ergebnis kann auch in ähnlicher Weise gedeutet werden, wie das von Versuch IV: In fast allen Keimzellen der weiblichen Pflanzen unserer Satureia steckt dieselbe Geschlechtstendenz, und zwar die, ein eingeschlechtiges, weibliches Individuum zu werden; und diese Tendenz kann durch die befruchtenden, männlichen Keimzellen, die von einem mehr oder weniger zwittrigen Stocke stammen und selbst mehr oder weniger zwittrige, gynomonöcische Tendenz haben, nicht geändert werden — sie „dominiert“ eben[40]).

Daß die „weibliche“ Tendenz in den Keimzellen der weiblichen Stöcke die mehr oder weniger „zwittrige“ aus den Keimzellen der gynomonöcischen Stöcke ganz an der Entfaltung hindern kann, ist sehr lehrreich. Die „zwittrige“ Tendenz besteht doch darin, daß die Anlagen für die männlichen und die weiblichen Organe aktiv sind, die „weibliche“ Tendenz darin, daß die Anlagen für die männlichen mehr oder weniger latent und jene für die weiblichen aktiv sind (S. 8). Bei der Befruchtung kommen also zusammen: der weibliche Anlagenkomplex zweimal im aktiven Zustand, so daß die Pistille natürlich ausgebildet werden, der männliche einmal im aktiven, einmal im latenten Zustand. Der latente muß also den aktiven in den latenten überführen können, sonst könnte das Individuum nicht weiblich werden, sondern müßte zwittrig sein.

Daß die Pflanzen mit Zwitterblüten nicht ausschließlich wieder ihresgleichen hervorbringen, sondern auch einzelne Weibchen, liegt wohl daran, daß sie nicht mehr ganz konstant sind, sondern „Mutanten“ abgeben; wenn bei den weiblichen Pflanzen die Nachkommenschaft nicht ausschließlich aus Weibchen besteht, sondern einzelne Zwitter darunter sind, beruht es dann darauf, daß sie noch nicht ganz konstant sind und noch einzelne „Atavisten“ hervorbringen[41]).

Die einzelnen weiblichen Pflanzen in der Nachkommenschaft der zwittrigen bringen sofort fast nur ihresgleichen hervor, ebenso

Digitized by Google

produzieren die einzelnen zwittrigen unter der Nachkommenschaft der weiblichen fast lauter zwittrige Pflanzen — wie wenn sie von weiblichen, resp. zwittrigen Stöcken abstammten.

Ein ähnliches Resultat wie Satureia hortensis haben mir Gynodiöcisten aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen geliefert: Silenaceen, Dipsaceen, Plantaginaceen usw. Auch bei Arten, wo die Pollenlieferanten zum Teil rein zwittrig (nicht gynomonöcisch) waren, konnte die Nachkommenschaft der weiblichen Pflanzen fast ausschließlich aus Weibchen bestehen (so z. B. bei Silene dichotoma), sodaß auch die fast ausschließlich weibliche Nachkommenschaft der Satureia kaum dadurch bedingt sein wird, daß die Pollenlieferanten gynomonöcisch statt rein zwittrig waren. — Bei anderen Spezies brachten die weiblichen Stöcke mehr, oft auffallend mehr Zwitter hervor, als bei Satureia[42]).

Die Versuche mit Androdiöcisten und den Arten, wo, wie bei dem Taubenkropf, Zwischenformen und Endstufen in beiden Richtungen der Differenzierung vorhanden sind, können hier noch nicht besprochen werden. Nur soviel sei erwähnt, daß sich im letzteren Falle die zwittrigen, gynomonöcischen und weiblichen Individuenklassen auch so zueinander verhalten wie da, wo sie, bei den Gynodiöcisten, allein vorhanden sind.

Für die Deutung der früher beschriebenen Bastardierungsversuche ist noch von Wichtigkeit, daß, soweit meine Erfahrungen reichen, das Verhalten der Nachkommenschaft hinsichtlich des Geschlechtes genau das gleiche ist, wenn ich bei Gynodiöcisten eine weibliche Pflanze mit dem Pollen derselben Art oder mit dem einer fremden bestäube, solang dieser letztere nur überhaupt Befruchtung ausführt (nach Versuchen mit Silene maritima und S. vulgaris)[43]).

## Diskussion der Ergebnisse. — Die Anwendung der neuen Vererbungsgesetze. — Die Wirksamkeit äußerer Eingriffe.

Auch die Ergebnisse der Versuche mit Gynodiöcisten vom Typus der Satureia stehen also — wenigstens in dem, was für uns der Hauptpunkt ist, in der gleichen, weiblichen Tendenz fast aller Keimzellen der weiblichen Stöcke — nicht im Widerspruch mit dem, was uns die Bryonia-Versuche für die Diöcisten gelehrt haben. Es mag das hier nochmals zusammengestellt werden:

Digitized by Google

1. Die Keimzellen der weiblichen Individuen haben alle progam die Tendenz, zu weiblichen Stöcken zu werden, die Keimzellen der männlichen Individuen etwa zur Hälfte dieselbe Tendenz, zur Hälfte aber jene, männliche Stöcke zu geben.

2. Die definitive Entscheidung über das Geschlecht fällt erst bei der Befruchtung; die progame Tendenz der weiblichen Keimzelle kann durch die Tendenz der männlichen noch abgeändert werden.

3. Kommen bei der Befruchtung Keimzellen mit ungleichen Tendenzen zusammen, so dominiert (bei Bryonia) die männliche Tendenz über die weibliche.

Aus diesen drei Sätzen ergibt sich die Geschlechterbildung ohne weiteres, wie S. 27 ausgeführt wurde. Hier wollen wir zunächst die Sätze selbst noch etwas betrachten.

Der erste Satz muß, wie auch schon einmal bemerkt wurde, besonders dadurch auffallen, daß sich die weiblichen und die männlichen Keimzellen so ungleich verhalten. Wenn alle Keimzellen der männlichen Stöcke die männliche Tendenz hätten, wie alle Keimzellen der weiblichen Stöcke die weibliche haben — statt zum Teil auch die weibliche —, so wäre das phylogenetisch viel leichter verständlich, gerade durch das, was uns die Gynodiöcisten für die Weibchen gelehrt haben (S. 39). Und wenn sich herausgestellt hätte, daß die Keimzellen der weiblichen Stöcke auch von doppelter Natur wären, wie die männlichen, zum Teil also die männliche, zum Teil die weibliche Tendenz hätten, statt immer die weibliche, so wäre wenigstens ein beruhigender Einklang mit der herrschenden Ansicht vorhanden. Demgegenüber kann ich nur nochmals betonen, daß ich für die geschilderten, ganz sicher stehenden Versuchsergebnisse keine andere Deutung finden kann.

Auf den zweiten Satz brauche ich, nach dem früher Gesagten (S. 25), wohl nicht nochmals einzugehen; er steht vollkommen fest, und das ist um so wichtiger, als das Verhalten der Eier der Honigbiene keinen zwingenden Beweis für den geschlechtsbestimmenden Einfluß des Spermatozoon liefert (S. 25 und Zusatz 24).

Auch der dritte Satz weicht von der Vorstellung ab, die jetzt wohl gang und gebe ist, dadurch, daß er die Entscheidung darüber, welche Tendenz beim Zusammentreffen ungleicher Tendenzen obsiegen soll, nicht in einen zufälligen Unterschied, sondern in eine normierte, spezifische Differenz der Entfaltungskraft verlegt. Das gereicht ihm aber, wie ich glaube, mehr zum Vorteil. Bei der ge-

Digitized by Google

wöhnlichen Vorstellung ist es doch eigentlich schwer verständlich, warum es nicht vorkommt, daß beide Keimzellen, die sich bei der Befruchtung vereinigen, gleich starke Tendenzen enthalten, warum es bei minimalstem wie bei größerem Unterschied immer einen und denselben Ausschlag nach der einen oder andern, männlichen oder weiblichen Seite gibt. Vor allem steht ein derartiges Verhalten ganz ohne gleichen da unter den bekannten Fällen, wie die Nachkommenschaft aussieht, wenn Keimzellen mit verschiedenen Tendenzen zusammen kommen. Keimzellen einer rotblühenden Pflanze — also mit der Anlage, rote Blüten zu geben — und Keimzellen einer weißblühenden Pflanze — also mit der Anlage, weiße Blüten hervorzubringen — geben zusammen lauter gleichartige Nachkommen mit roten oder mit rosa Blüten, vielleicht auch solche, bei denen sich die Blütenfarbe zwischen weiß und rot bewegt, aber nie zur Hälfte rotblühende und zur Hälfte weißblühende! Sehen wir eine solche Nachkommenschaft auftreten, so wissen wir heutzutage[44]), daß bei der Befruchtung nicht bald die Anlage für rot, bald die für weiß obgesiegt hat, sondern daß in dem rotblühenden Elter schon die Anlage des anderen, weißblühenden mit darin gesteckt hatte, daß es trotz seiner roten Blüten ein Bastard gewesen war, daß es gespalten hatte und daß seine Keimzellen nicht gleichwertig gewesen waren, sondern schon teils die „rote“ teils die „weiße Anlage“ enthalten hatten.

Damit wären wir zu der Frage gekommen, ob die Vererbungsgesetze überhaupt auf die Vorgänge bei der Geschlechtsbildung anwendbar sind.

Bekanntlich wird darüber gestritten, und kein geringerer als A. Weismann hat sich dahin ausgesprochen, daß das Geschlecht nicht vererbt werde, vielmehr nur die Geschlechtscharaktere, die primären und sekundären[45]). Ich glaube dagegen, daß unsere Ergebnisse nur die Antwort zulassen: Das Geschlecht wird vererbt. Denn unter „Vererbung“ einer Eigenschaft verstehen wir doch nichts anderes als die Tatsache, daß aus einer Keimzelle ein Organismus hervorgeht, der in dieser ins Auge gefaßten Eigenschaft dem elterlichen Organismus oder einem bestimmten Vorfahren ganz genau gleichen würde, wenn wir ihm ganz genau dieselben Bedingungen bieten könnten, unter denen jene sich entwickelt haben. Diese Voraussetzung ist nie ganz realisierbar, schon deshalb nicht, weil zur Weiterentwickelung der Hinzutritt einer

Digitized by Google

zweiten Keimzelle nötig zu sein pflegt, aus der, wenn sie für sich allein entwickelungsfähig wäre, bei getrenntgeschlechtigen Wesen aus inneren Gründen meist etwas anderes würde, als aus der ersten.

Die Keimzellen einer zweihäusigen Art übertragen nicht bloß die Anlagen eines Geschlechtes, z. B. bei einem Tier nur die für die Eierstöcke oder nur die für die Hoden, sondern — darin stimme ich ganz mit Weismann überein —, die für beide Geschlechter (S. 8). Bei der „Vererbung“ des Geschlechtes kann es sich also nur um den Zustand handeln, in dem sich die beiden Anlagenkomplexe befinden, und der das Geschlecht des fertigen Organismus einerseits, die Tendenz der Keimzellen andererseits bedingt. Warum soll dieser Zustand der Anlagen nicht vererbt werden können? Läßt sich nachweisen, daß er gerade so wie z. B. die Blütenfarbe oder die Behaarung von Generation zu Generation überliefert wird, so wird man von „Vererbung“ des Geschlechtes sprechen dürfen.

Bei den Keimzellen der weiblichen Bryonia-Stöcke ist diese Überlieferung ganz klar, alle haben ja die weibliche Tendenz der Mutter. Bei den Keimzellen der männlichen Stöcke liegt die Sache komplizierter. Das Geschlecht des Vaters wird nur zum Teil vererbt, denn es treten ja neben den Keimzellen mit männlicher Tendenz etwa ebensoviele mit weiblicher auf. Wir müssen aber daran denken, daß die männliche Pflanze aus der Vereinigung einer Keimzelle mit weiblicher Tendenz (der Eizelle) und einer Keimzelle mit männlicher Tendenz (einer generativen Zelle aus dem Pollenkorn) entstanden ist. Von diesen beiden Tendenzen hat sich zunächst in der Pflanze nur die männliche gezeigt; man kann aber annehmen, daß bei der Keimzellbildung auch die weibliche in der einen Hälfte der Keimzellen wieder auftaucht, während die männliche Tendenz der andern Hälfte verbleibt. Wir haben dann auch hier eine „Vererbung“ der Tendenz, nur zeigen die Keimzellen nicht jene des Vaters, sondern jene der beiden Keimzellen, aus denen der Vater entstanden ist. Das kann man aber auch von den weiblichen Keimzellen sagen; auch hier werden die Tendenzen der Keimzellen überliefert, durch deren Vereinigung die Mutter entstand, nur haben sie beide die gleiche weibliche Tendenz gehabt und sind ununterscheidbar. Genau genommen dürfen wir also nicht von einer Vererbung des Geschlechtes der Pflanzen selbst, sondern nur von einer Vererbung der Tendenzen ihrer Keim-

Digitized by Google

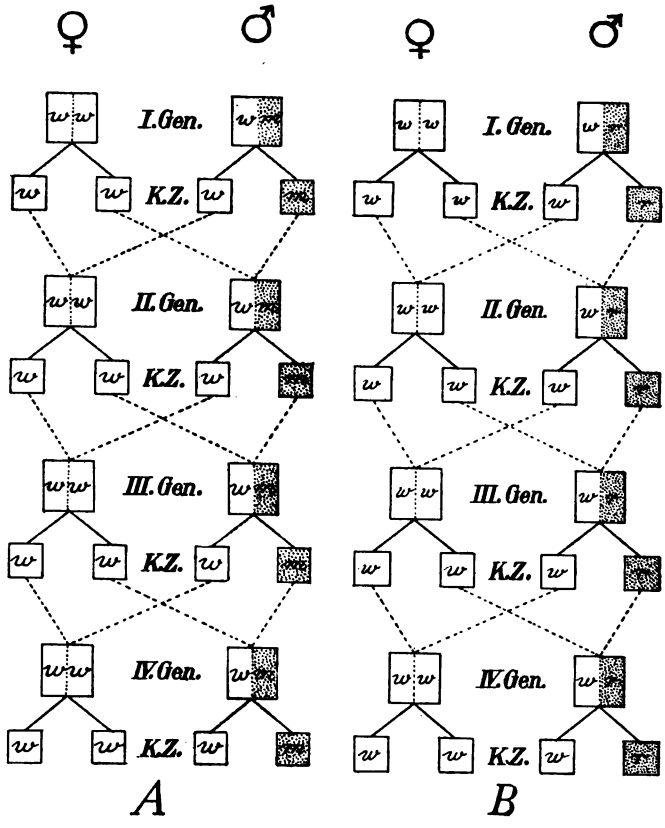



Fig. 6.

**A (zu S. 43—44). Bryonia dioica, Schema der Geschlechtsbestimmung. Links die weiblichen, rechts die männlichen Pflanzen und Keimzellen. Die großen Vierecke stellen je eine Pflanze, die kleinen, durch ausgezogene Linien damit verbundenen Vierecke deren Keimzellen dar, der Einfachheit halber nur je zwei; die punktierten Linien vereinigen die Keimzellen zu den Individuen der folgenden Generation. Eingeschrieben sind die Tendenzen: w = weiblich, m und punktiert = männlich und dominierend. Vier Generationen.**

**B (zu S. 45). Bastarde zwischen einer weißblühenden und einer rotblühenden Erbse, Schema der fortgesetzten Rückbastardierung mit dem einen Elter. Links die Pflanzen, die die weiblichen Keimzellen liefern, rechts jene, die die männlichen stellen, als große Vierecke, damit verbunden durch ausgezogene Linien ihre Keimzellen als kleine Vierecke, der Einfachheit halber nur je zwei; die punktierten Linien vereinigen die Keimzellen zu den Individuen der nächsten Bastardgeneration. Eingeschrieben sind die Anlagen: w = weiß, r und punktiert = rot und dominierend. Vier Generationen.**

zellen sprechen. Fig. 6 A führt das Geschlecht der Pflanzen, die Geschlechtstendenz ihrer Keimzellen und die Geschlechtsbestimmung während vier Generationen schematisch besser vor, als es eine lange Beschreibung könnte.

Digitized by Google

Man kann dies Verhalten, wie Fig. 6 B zeigt, leicht mit einem Bastard nachmachen, der den von Mendel entdeckten Vererbungsgesetzen[44]) folgt. Wir bestäuben mit dem Pollen eines solchen Bastardes, z. B. zwischen einer rotblühenden und einer weißblühenden Erbse, kastrierte Blüten des Elters, das das unterliegende, „rezessive" Merkmal zeigt, in unserm Beispiel also weiß blüht. Diese weißblühende Erbse hat natürlich (männliche und) weibliche Keimzellen gebildet, die alle die Anlage haben, zu weißblühenden Individuen zu werden. Der Bastard dagegen blüht rot, weil rot über weiß dominiert, er „spaltet" aber; bei seiner Keimzellbildung entstehen männliche (und weibliche) Keimzellen, von denen die Hälfte die Anlage für rote, die Hälfte die Anlage für weiße Blüten erhält. Bestäubt man also, wie oben angenommen, die weißblühende Erbse mit dem Pollen des Bastardes, so müssen, wie leicht einzusehen, zur Hälfte wieder rotblühende Bastarde entstehen (wenn durch die Keimzellen die dominierende Anlage für „rot" aus dem Bastard mit der Anlage für „weiß" zusammenkommt), zur Hälfte aber weißblühende Pflanzen, (wenn die Anlage für „weiß" aus dem Bastard mit der Anlage für „weiß" zusammenkommt). Diese weißblühenden Pflanzen geben natürlich lauter Keimzellen einer Art, mit der Anlage für weiß (wenn diese auch in der Hälfte der Fälle aus dem Bastard, in der Hälfte direkt aus dem weißblühenden Elter stammt); die rotblühenden Bastarde geben dagegen wieder zur Hälfte Keimzellen mit der Anlage für weiße Blüten und zur Hälfte Keimzellen mit der für rote, und bestäubt man eine weißblühende Pflanze dieser II. Generation wieder mit dem Pollen eines Bastardes dieser selben Generation, so setzt dasselbe Spiel ein, man erhält wieder zur Hälfte weißblühende, zur Hälfte rotblühende Nachkommen (III. Generation) usw. Wir brauchen bloß für „rote Anlage" „männliche Tendenz", für „weiße Anlage" „weibliche Tendenz," für „rotblühende Pflanze" „männliche Pflanze", für „weißblühende" „weibliche" zu setzen, und wir haben das in Fig. A schematisierte Verhalten der Bryonia dioica vor uns. Auch hier werden eigentlich nur die Anlagen von Generation zu Generation vererbt, nicht die Merkmale — das Kleid, das sie sich gewoben haben (Naegeli.)

So hätten wir also die Rolle der Vererbung bei der Bestimmung des Geschlechtes für Bryonia und alle sich anschließenden Fälle nachgewiesen, und sie steht auch im Einklang mit den von Mendel entdeckten Vererbungsgesetzen. Damit scheint eine Auf-

Digitized by Google

gabe gelöst, die zuerst Strasburger (1900) vorgeschwebt, und um die sich vor allem Bateson (1902)[46]) und Castle (1903) bemüht haben. — Es ist natürlich sehr wahrscheinlich, daß die Trennung der „Tendenzen" bei der Keimzellbildung des Männchens durch die Reduktionsteilung erfolgt[47]). Es liegt aber nicht in meiner Absicht, hier auf Cytologisches einzugehen, ich will lieber den Spaltungsprozeß auf Grund experimenteller Daten noch etwas genauer analysieren.

Es ist nicht zu verkennen, daß unsere Lösung, wie übrigens jede Anwendung des Spaltungsgesetzes auf die Geschlechterbildung, Schwierigkeiten in sich birgt. Wir haben gesehen, daß die männlichen und weiblichen Individuen einer getrenntgeschlechtigen Art im Grunde unter sich gleichwertig sein müssen (S. 7); nach dem eben ausgeführten sind aber die Weibchen hinsichtlich der Tendenz der Keimzellen, aus denen sie entstanden sind, rein, Homozygoten, wie die weißen Erbsen, die Männchen Bastarde, Heterozygoten. Bezeichnen wir mit den bekannten Zeichen ♂ und ♀ die männlichen und weiblichen Keimzellen (Spermatozoen und Eier), mit *m* den männlichen, mit *w* den weiblichen Anlagenkomplex für die Geschlechtscharaktere und heben durch fetten Druck den entfaltungsfähigen, durch Einklammern den unterdrückten hervor, so entsteht das Weibchen als ♀ $\boldsymbol{w}(m)$ + ♂ $\boldsymbol{w}(m)$, das Männchen als ♀ $\boldsymbol{w}(m)$ + ♂ $(w)\boldsymbol{m}$. Die Männchen würden auch Homozygoten und den Weibchen gleichartig, wenn aus $\boldsymbol{w}(m)\,(w)\boldsymbol{m}$ $(w)\,\boldsymbol{m}\,(w)\,\boldsymbol{m}$ würde, also wenn unter dem Einfluß des dominierenden $(w)\boldsymbol{m}$ bei $\boldsymbol{w}(m)$ eine Verschiebung der Entfaltungsstärke zugunsten des *m* auf Kosten des *w* einträte. In der Tat sehen wir ja auch beim Bastard zwischen dem Melandrium album-Weibchen und dem M. rubrum-Männchen die Merkmale des M. album, also des *m* aus $\boldsymbol{w}(m)$, an den Pollenkörnern der männlichen Stöcke des Bastardes sich geltend machen (S. 9). Der latente Anlagenkomplex *m* aus dem Weibchen wird also wirklich aktiviert.

Ist auf diese Weise eine Schwierigkeit gehoben und dafür gesorgt, daß Männchen und Weibchen wirklich gleichwertig sind, so stellt sich sofort eine neue ein. Wenn bei den Männchen $\boldsymbol{w}(m)$ $(w)\boldsymbol{m}$ wirklich zu $(w)\boldsymbol{m}$ $(w)\boldsymbol{m}$ und aus der Heterozygote eine Homozygote geworden wäre, so könnten bei der Keimzellbildung nur einerlei Keimzellen, mit der männlichen Tendenz $(w)\boldsymbol{m}$, entstehen. Wir brauchen ja aber außer diesen auch zur Hälfte solche mit der weiblichen Tendenz $\boldsymbol{w}(m)$. Man muß sich folglich vor-

Digitized by Google

stellen, daß es sich bei den Männchen nicht um eine wirkliche Umstimmung der Tendenz von *w*(*m*) gehandelt habe, sondern nur um eine Beeinflussung durch (*w*)*m*, die wieder aufgehoben ist, sobald die beiden — das Paar (*w*)*m*, das aus der männlichen Keimzelle stammt, und das Paar *w*(*m*) aus der weiblichen — bei der Keimzellbildung wieder getrennt werden.

Diese einfache Scheidung der beiden Paare von Anlagen-Komplexen, die bei der Befruchtung zusammengekommen waren, in (*w*)*m* und *w*(*m*) genügt jedoch den Tatsachen noch nicht. Aus dem Verhalten der zweiten, durch Inzucht entstandenen Generation des Bastardes zwischen Melandrium album und M. rubrum müssen wir schließen, daß der Spaltungsvorgang komplizierter sein muß. Bezeichnen wir mit *a* einen Geschlechtscharakter des M. album (z. B. die abstehende Form der Kapselzähne, Fig. 1 A) und mit *r* den entsprechenden Charakter des M. rubrum (also die zurückgerollte Form der Zähne, Fig. 1 B), und der Bastard sei ein Männchen, entstanden durch Befruchtung eines M. album-Weibchens mit dem Pollen des M. rubrum, also als ♀ *a w*(*m*) + ♂ *r* (*w*)*m*, so kann er nicht bloß zweierlei Keimzellen geben, wieder *a w*(*m*) und *r* (*w*)*m*, es müssen vielmehr viererlei gebildet werden, außer den genannten noch *r w*(*m*) und *a* (*w*)*m*. Nur so können z. B. die Weibchen der zweiten Bastardgeneration aus drei Klassen: mit abstehenden, mit intermediären und mit stark zurückgerollten Kapselzähnen, im Zahlen-Verhältnis 1 : 2 : 1, bestehen[9]), wie man sich leicht überzeugen kann. Das heißt: der Faktor, der bestimmt, ob *w* oder *m* in dem Paare *wm* entfaltet werden soll — von dem also die Tendenz abhängt, muß von der Anlage, resp. dem Anlagenkomplexe für die Geschlechtscharaktere, *m* und *w*, mit dem er bisher verbunden war, trennbar sein und auf einen anderen übergehen können, von *a* auf *r* und von *r* auf *a*; er muß außer ihnen stehen. Das gilt auch für die weiblichen Pflanzen, nur daß es nicht so hervortreten kann, weil die beiden zu ihrer Entstehung zusammentretenden Keimzellen die gleiche Tendenz haben.

Noch komplizierter werden die Dinge dadurch, daß jedenfalls auch die Anlagenkomplexe für die weiblichen und männlichen Geschlechtscharaktere von Melandrium album und M. rubrum aufgelöst und die einzelnen Anlagen neu kombiniert werden können, z. B. die Zahnform der Kapsel des M. album mit der Gesamtform der Kapsel des M. rubrum; wenn ich auch zurzeit mein Material daraufhin noch nicht durchgearbeitet habe.

Digitized by Google

Was für solche Bastarde gilt, gilt sicher auch für die reinen Arten, nur daß die Folgen sich nicht äußerlich zeigen, weil die Anlagen von Vater und Mutter her zu ähnlich sind.

Diese Schwierigkeiten stehen aber nicht nur unserm oben gegebenen Erklärungsversuch sondern, wie schon bemerkt, jeder Anwendung des Mendelschen Spaltungsgesetzes auf die Geschlechtsbestimmung im Wege. Ich habe sie zum Teil schon früher hervorgehoben und bin mir ihrer auch jetzt noch wohl bewußt, wenn ich sie auch nicht mehr für unübersteigbar halte.

Fügt sich also die Geschlechtsbestimmung der getrenntgeschlechtigen, zweihäusigen Blütenpflanzen, wenigstens soweit wir das äußere Verhalten beurteilen können, den von Mendel entdeckten Vererbungsgesetzen, so muß noch ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß die Gynodiöcisten es durchaus nicht tun[48]). Bei Satureia z. B. kann, wie wir sahen, das Weibchen nur mit dem Pollen der mehr oder weniger zwittrigen Pflanze Nachkommen hervorbringen; es kommen also immer und immer wieder dieselben männlichen Keimzellen mit ihrer Tendenz, mehr oder weniger zwittrige Nachkommen zu geben, mit den Keimzellen der Weibchen zusammen, in denen neben der weiblichen Tendenz auch die zwittrige stecken muß, da sie ja nur durch die Vereinigung zweier Keimzellen von verschiedener Herkunft entstanden sein können. Danach müßte man nach dem Verhalten der Bryonia dioica erwarten, daß die Keimzellen der Satureia-Weibchen zur Hälfte die mehr oder weniger zwittrige, zur Hälfte die weibliche Tendenz erhielten und mit dem Pollen der gynomonöcischen Stöcke zur Hälfte gynomonöcische, zur Hälfte weibliche Nachkommen gäben. Das ist aber nicht der Fall; so gut wie alle sind weiblich (S. 39). Von einem Spalten ist also gar keine Rede; die weibliche Tendenz verschlingt unausgesetzt die zwittrige, ohne sie je wieder von sich zu geben und ohne sich selbst dabei irgendwie zu ändern. Das ist wohl nur dadurch möglich, daß der Zustand der Anlagen in dem männlichen Keimplasma unter dem Einfluß des weiblichen Keimplasma so verändert wird, daß er mit dem Zustand der Anlagen in diesem übereinstimmt, und zwar dauernd, nicht vorübergehend.

Vom teleologischen Gesichtspunkt aus ist das verschiedene Verhalten, das Spalten bei Bryonia, das Nichtspalten bei Satureia, verständlich. Würde sich Bryonia wie Satureia verhalten,

Digitized by Google

so würden, weil die männliche Tendenz über die weibliche dominiert, bei ihr bald nur mehr Männchen vorhanden sein. Würde sich umgekehrt Satureia wie Bryonia verhalten und spalten, so würden die weiblichen Pflanzen wieder verschwinden und es bald nur mehr gynomonöcische geben. Kleine Vorteile der weiblichen Pflanzen im Kampf ums Dasein könnten, wenn sie vorhanden sind, diesen Eliminationsprozeß nur verzögern, nicht verhindern. In beiden Fällen sorgt das beobachtbare Verhalten gerade am besten für das Bestehenbleiben des gegebenen Zahlenverhältnisses der verschiedenen Individuen. Es ist mir deshalb auch sehr fraglich geworden, ob das Studium der Zwischenformen den sicheren Aufschluß über das phylogenetische Zustandekommen der Geschlechtsbestimmung geben wird, den ich von ihm erhoffte, als ich es in Angriff nahm.

Wenn der Bryonia-Bastard und der Bastard zwischen Melandrium album und Silene viscosa nicht steril wären, würden sie wohl sicher spalten, in der Weise, daß die Anlage zur Diöcie von der zur Monöcie resp. Zwittrigkeit wieder getrennt würde, und wir als zweite Generation bei jenem diöcische, fast rein diöcische und monöcische Individuen im Verhältnis 1 : 2 : 1, bei diesem diöcische, vermittelnde und zwittrige im selben Verhältnis erhielten. Fraglich kann nur sein, ob die diöcischen Pflanzen stets das Geschlecht des diöcischen Elters hätten oder ob beide Geschlechter auftreten würden. Hoffentlich findet sich bald ein derartiger fertiler Bastard[49]).

## Die Wirkung äußerer Einflüsse.

Wir haben also die bestimmte, progame Tendenz der Keimzellen und die definitive syngame Entscheidung über das Geschlecht bei der Befruchtung nachgewiesen, wir müssen nun noch ganz kurz die Frage streifen, ob und wie weit äußere Eingriffe das Geschlecht beeinflussen können; eine eingehende Erörterung liegt nicht in meiner Absicht.

Wenden wir uns zunächst zu der Frage, wieweit eine epigame Änderung, also eine Änderung des Geschlechtes beim Embryo und später, möglich ist. Daß die bisherigen Eingriffe keine positiven Ergebnisse geliefert haben, wurde schon betont (S. 11), wo auch auf die neuesten Versuche Strasburger's hingewiesen wurde. Das beweist natürlich nicht, daß die epigame Änderung



Digitized by Google

nicht doch einmal glücken wird; die theoretische Möglichkeit ist ja dadurch gegeben, daß jeder eingeschlechtige Organismus auch die Anlagen des anderen Geschlechtes enthält. Außer den Vererbungserscheinungen, die das für die Keimzellen — also auch für die Pflanzen, auf denen diese gebildet werden — beweisen, und auf die ich schon wiederholt hinwies, sind ja zahlreiche Fälle bekannt, wo auf einem sonst eingeschlechtigen Stock Blüten des anderen Geschlechtes oder Zwitterblüten auftraten, z. B. auf Weidenbäumen. Welche Ursachen dann daran schuld sind, daß lokal der bisher latente Anlagenkomplex aktiv und der bisher aktive latent wird, wissen wir nicht, daß es sich aber zuletzt nur um irgend einen realen Prozeß chemischer Natur handeln kann, ist wohl sicher. Ein wenig tiefer sehen wir bei dem oft zitierten Beispiel für nachträgliche Geschlechtsänderung, das uns das schon mehrfach erwähnte Melandrium album unter dem Einfluß eines Brandpilzes, des Ustilago antherarum, bietet. Der Pilz bildet seine Sporen nur in den Staubbeuteln (Antheren) der Wirtspflanze. Hat er eine männliche Pflanze befallen, so kann er direkt zur Sporenbildung schreiten, sobald die Antheren sich weit genug entwickelt haben, Veränderungen in der Blüte treten nicht ein. Hat er dagegen eine weibliche Pflanze infiziert, so regt er erst die Bildung von Staubgefäßen an, von denen sonst, wie wir schon sahen (S. 34, Fig. 5, E), kaum Spuren gebildet werden, ganz sicher durch einen chemischen Reiz, wenn wir den Stoff oder die Stoffe auch nicht isolieren, geschweige denn richtig anwenden können. Ich stimme der Ansicht Strasburger's, der diese Vorgänge zuletzt und am gründlichsten untersucht hat[50]), völlig bei, wenn er die Tatsachen, daß der Pilz die Pollenmutterzellen vor ihrer völligen Ausbildung zerstört, sodaß keine männlichen Keimzellen entstehen, und daß der Fruchtknoten in den kranken Blüten seine volle Ausbildung nicht erreicht, für nebensächlich hält. Dagegen ist nicht zu vergessen, daß wohl eine Änderung des Geschlechtes, aber keine völlige Umstimmung desselben eintritt; dazu müßten nicht nur die bisher latenten Anlagen aktiviert, sondern auch die früher aktiven Anlagen latent gemacht werden. Diese sind aber für den Pilz bedeutungslos und so bleiben sie bestehen. — Ob irgendwo in einer sonst eingeschlechtigen Blüte Nahrungsentzug durch die sich entwickelnden für gewöhnlich unterdrückten Organe ausreicht, um die anderen für gewöhnlich entfalteten an der Entfaltung zu hemmen, scheint mir sehr zweifelhaft.

Digitized by Google

Wenn von vornherein dasselbe Individuum imstand ist, zweierlei Blüten zu bilden, z. B. männliche und weibliche, wie die einhäusigen Gewächse, z. B. der Mais oder die Gurke, oder zwittrige und weibliche, wie das schon mehrfach erwähnte Bohnenkraut (Satureia hortensis), also verschiedene Anlagen vorhanden sind, die neben- oder nacheinander zur Entfaltung kommen, so läßt sich zuweilen beim einzelnen Individuum eine Änderung des Zahlenverhältnisses der beiderlei Blüten durch äußere Eingriffe leicht erzielen; sie kann soweit gehen, daß eine Art von Blüten ganz verschwindet. Für die beiderlei Anlagen können die Entwicklungsbedingungen nicht gleich sein, und diese sind teils innerer, teils äußerer Natur; wo diese letzteren eine größere Rolle spielen, ist es dann nicht schwer, durch Änderung der Außenbedingungen einzugreifen. Wenn Knop[51]) dadurch, daß er statt schwefelsaurer Magnesia unterschwefelsaure gab, bei Maispflanzen die Bildung der weiblichen Blütenstände ganz unterdrücken konnte, wenn Klebs[52]) durch Zusatz von 0,1 % Kaliumphosphat oder Natriumphosphat bei einem Wasserpilz, Saprolegnia mixta, die Bildung der männlichen und durch 0,05 % Hämoglobin jene der weiblichen Organe steigern konnte, wenn ich[53]) die gynomonöcischen Exemplare der Satureia hortensis durch Herabsetzung der Beleuchtung rein weiblich machen konnte, so ist unzweifelhaft das Geschlecht beeinflußt, wie wenn Nußbaum[54]) beim grauen Polypen je nach dem Grade der Ernährung Eier oder Hoden entstehen sah. Es war diese Beeinflussung aber nur möglich, weil beiderlei Anlagen sich in entfaltbarem Zustande befanden, und in einem solchen befindet sich der latente Anlagenkomplex bei einer rein weiblichen oder männlichen Pflanze von Melandrium album oder Bryonia dioica z. B. eben nicht. Den Unterschied zwischen labiler und fester Bestimmung des Geschlechtes zeigt gerade wieder Satureia hortensis sehr hübsch: So leicht es gelingt, die mehr oder weniger zwittrige Pflanze rein weiblich zu machen (und dann selbst wieder zur Bildung von Zwitterblüten zu bringen), so wenig gelingt es, einstweilen wenigstens, die (echten) weiblichen Pflanzen auch nur zur Bildung einer Zwitterblüte zu veranlassen.

Wo wir die letzten sonst zwittrigen Blüten eines Blütenstandes (in Folge der schlechten Ernährung) eingeschlechtig werden sehen, z. B. weiblich beim Bilsenkraut (Hyoscyamus niger, F. Ludwig) oder männlich bei Saxifraga granulata (Sprengel), ist dazu auch eine bestimmte Disposition nötig; denn in anderen



Digitized by Google

Fällen sehen wir solche letzte Blüten entweder sich normal zwittrig entfalten oder als Knospen zu Grunde gehen.

Es ist eine andere Frage, ob sich nicht leichter als epigam das Geschlecht des Embryo und des erwachsenen Organismus die Tendenz der Keimzellen progam, also vor ihrer Vereinigung, durch Eingriffe von außen ändern ließe, entweder direkt, oder durch Einwirkung auf das die Keimzellen bildende Elter. Man könnte an eine totale Umstimmung der Tendenz oder an eine Schwächung oder Verstärkung der Tendenz denken, sodaß, um ein Beispiel zu geben, in bestimmter Weise vorbehandelte Keimzellen des Weibchens von Bryonia dioica jenen Keimzellen des Männchens, die die männliche Tendenz enthalten, nicht mehr rezessiv gegenüberständen, sondern ihrerseits dominierten. Was wir jedoch von exakten Versuchen besitzen — ich verweise wieder auf die letzten Untersuchungen von Strasburger auf botanischem, von O. Schultze auf zoologischem Gebiet, spricht dafür, daß die Tendenz der Keimzelle ebenso fest eingeprägt ist, als das Geschlecht selbst dem fertigen Organismus. Das durch Maupas' und Nussbaum's Untersuchungen berühmt gewordene Rädertier Hydatina senta, wo gut gefütterte Weibchen weibliche, schlechtgefütterte männliche Brut erzeugen sollen, ist durch die neuesten Untersuchungen Punnets [55]) zum mindesten wieder zweifelhaft geworden, worauf hier nur verwiesen werden kann. Dagegen liegen neue Angaben von R. Hertwig und seinen Schülern vor[56]), die durch besonders späte Befruchtung der Eier, Einwirkung erhöhter Temperatur, mechanische Eingriffe beim Weibchen vor der Eiablage usw. zum Teil sehr auffällige Verschiebungen des Zahlenverhältnisses der Geschlechter erzielt haben[56b]). Jedenfalls widersprechen derartige Erfolge, wie sie R. Hertwig zu verzeichnen hatte, nicht einer progamen Bestimmung der Keimzellen; sie verlangen bloß, daß sie unter bestimmten Verhältnissen abgeändert werden kann.

Wenn, wie es wahrscheinlich ist, die beiderlei männlichen Keimzellen von Bryonia dioica in gleichen Zahlen entstehen, sollte eigentlich auch das Zahlenverhältnis der männlichen zu den weiblichen Stöcken genau 1 : 1 sein. Ausgedehnte Zählungen liegen meines Wissens nicht vor; daß ich selbst 21 Männchen auf 20 Weibchen erhalten habe, bedeutet wegen der geringen Gesamtzahl sehr wenig. Trotzdem wird man auch hier einmal, wie in allen andern, genügend genau untersuchten Fällen, eine Abweichung nach der

Digitized by Google

einen oder andern Seite feststellen können. Daraus darf man aber natürlich noch nicht ohne weiteres schließen, daß die beiderlei Keimzellen der Männchen in diesem abweichenden Verhältnis gebildet wurden. Es könnte auch schon progam die eine Sorte im Nachteil sein, z. B. weniger befruchtungstüchtig; es könnten aber auch die Embryonen und jungen Pflanzen in frühen und frühesten Stadien verschieden empfindlich sein gegen äußere, schädigende Eingriffe. Für beides liefern die spaltenden Bastarde Belege. Speziell konnte ich das ungleich leichte Gelingen der möglichen Kombinationen der verschiedenen Keimzellen solcher Bastarde beim Mais experimentell zeigen und so einstweilen den einzigen Beweis für die Existenz einer Art von „selektiver" Befruchtung liefern, auf der solche Unterschiede im Geschlechtsverhältnis beruhen könnten[57]).

## Lassen sich die Ergebnisse mit höheren Pflanzen weiter, vor allem auch auf die Tierwelt ausdehnen? — E. Wilson's Beobachtungen bei Hemipteren.

Was wir bis jetzt an experimentell sicher gestellten Tatsachen für die Geschlechtsbestimmung bei den höheren Pflanzen besitzen — es ist freilich noch wenig genug, stimmt, wie ich meine, unter sich gut überein. Es frägt sich nun, wieweit sich die Ergebnisse auch auf andere Organismen ausdehnen lassen. Schon eingangs wurde hervorgehoben (S. 2), daß von vornherein höchstens eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür geltend gemacht werden kann, daß sich alle getrenntgeschlechtigen Organismen in den uns hier beschäftigenden Punkten ähnlich verhalten werden; selbst wenn man geneigt sein mag, zuzugeben, daß das primäre Verhalten überall das gleiche gewesen sei, können doch gut nachträgliche Änderungen für ganze Organismenklassen diese ursprüngliche Übereinstimmung verwischt haben. Wir gehen also nur mit großer Reserve an diese Frage heran.

Was für niedrigere Pflanzen bekannt ist, dürfte einer Verallgemeinerung nicht im Wege stehen; speziell das, was wir durch Blakeslee's mit Recht allbekannt gewordene Untersuchungen[5]) von den Geschlechtsverhältnissen des Schimmelpilzes Mucor Mucedo wissen, scheint sich mir, mutatis mutandis, unschwer einzufügen[58]).

Digitized by Google

Schwieriger scheint es mir, mit unseren Ergebnissen das Verhalten der Tiere in Einklang zu bringen, das ja, wie bekannt, gar nicht einheitlich ist. Ich kenne dies Gebiet nur aus der Litteratur und im einzelnen nicht genau genug, um sagen zu können, ob der experimentelle Weg, den wir im Vorausgehenden mit Erfolg gewandert sind, nicht doch vielleicht ausnahmsweise gangbar ist. Jedenfalls sollten ähnliche Versuche, wie sie oben für Gynodiöcisten, z. B. Satureia hortensis, beschrieben wurden, mit den androdiöcischen und gynodiöcischen Tieren (S. 38) angestellt werden, wenn die technischen Schwierigkeiten überwindbar sind[59]).

In allen den Fällen, in denen annähernd die Hälfte der Nachkommen männlichen, die Hälfte weiblichen Geschlechtes ist, und die Eier keine äußerlich erkennbaren Differenzen aufweisen, also bei der großen Mehrzahl der getrenntgeschlechtigen Metazoen und auch beim Menschen, hindert uns einstweilen nichts daran, eine Geschlechtsbestimmung anzunehmen, wie wir sie bei Bryonia dioica fanden. Daneben gibt es aber Fälle, die in dem einen oder dem andern der eben genannten Punkte von der Norm abweichen.

Zunächst ist einmal jener Tiere zu gedenken, wo alle oder fast alle auf geschlechtlichem Wege entstandenen Nachkommen einem Geschlechte angehören. Das ist dann, soviel ich weiß, stets das weibliche. Aphiden, z. B. Phylloxera, und Cynipiden gehören hierher; das klassische Beispiel dafür ist aber die Honigbiene. Dafür, daß ausschließlich Männchen so entstünden, kenne ich keine Angabe. Auf den ersten Blick scheinen diese Fälle mit unseren Ergebnissen unvereinbar zu sein. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß bei Bryonia das Geschlechtsverhältnis von annähernd einem Männchen auf ein Weibchen nur dadurch zustande kommen kann, daß die männliche Tendenz bei 50% männlichen Keimzellen über die in den Eizellen steckende, weibliche Tendenz dominiert (S. 28). Dieses Stärkeverhältnis der Tendenzen könnte, selbst als Anpassungserscheinung, auch so verschoben sein, daß umgekehrt die weibliche Tendenz der Eizellen dominieren würde. Dann würden beide möglichen Kombinationen von Eizellen und männlicher Keimzellen Weibchen geben. Es käme das auf dasselbe wie eine unabänderlich progame, weibliche Geschlechtstendenz der befruchtungsfähigen weiblichen Keimzellen — in den genannten Fällen — heraus. Dabei habe ich die Annahme gemacht, daß die Drohneneier unbefruchtbar sind[24]), aber auch die herrschende Ansicht, daß alle Eier befruchtungsfähig und mit männlicher Tendenz ausgestattet seien, läßt

Digitized by Google

sich durch die Annahme von Umstimmung und Dominanzverschiebung vom Bryonia-Schema ableiten.

Dann sind jene Tiere zu erwähnen, bei denen es verschieden große Eier gibt. Ausnahmslos gehen dann aus den größeren Eiern die Weibchen, aus den kleineren die Männchen hervor. Die Beispiele, bei denen sich solche Eier parthenogenetisch entwickeln (Phylloxera, Daphniden, Rotatorien), schließe ich aus den früher schon erörterten Gründen (S. 12) aus. Hier kann ein Teil der Eier in der Tendenz umgestimmt worden sein, und ihr Größenunterschied mit dem Unterschied in der Größe der Männchen und der Weibchen zusammenhängen; bei Phylloxera ist er freilich nicht bedeutend. Dann bleibt, soviel ich weiß, nur (Raja batis nach Beard und) Dinophilus apatris übrig. Die Weibchen dieses Strudelwurmes bringen, wie wir seit den allbekannten, denkwürdigen Untersuchungen Korschelt's wissen, im selben Kokon zweierlei befruchtungsbedürftige Eier hervor, große, die Weibchen, und kleine, die Männchen geben. Nach der allgemeinen Auffassung hat man darin einen exakten Beweis für die definitive progame Bestimmung des Geschlechtes im Ei und die Bedeutungslosigkeit des Spermatozoon für das Geschlecht der Nachkommenschaft zu sehen. Die Möglichkeit, daß die Sache sich so verhält, ist gewiß zuzugeben; es könnte ja ein Teil der Eier, als Ergebnis einer nachträglichen Änderung oder von vornherein, die männliche Tendenz erhalten haben.

Es scheint mir aber auch eine andere Auffassung des Sachverhaltes nicht ganz ausgeschlossen, von der ich nicht weiß, ob sie schon ausgesprochen wurde. Streng bewiesen wäre die verschiedene Tendenz der ungleich großen Eier doch nur dann, wenn es gelungen wäre, sie auf künstlichem Wege zur parthenogenetischen Entwicklung zu bringen (oder sie „indifferent" zu befruchten, wie die Eizellen der Bryonia dioica mit Pollen von B. alba), und wenn auch dann noch die großen Eier Weibchen, die kleinen Männchen gegeben hätten. So läßt sich wenigstens denken, daß die Eier alle die gleiche, weibliche Tendenz besitzen, aber äußerlich differenziert wurden in große, die zur Aufnahme der Spermatozoen mit weiblicher Tendenz bestimmt sind, und kleine, die die Spermatozoen mit männlicher Tendenz aufnehmen sollen. Ungleiche chemotaktische Lockung könnte die beiderlei Spermatozoen zu den für sie bestimmten Eiern führen. Bei künstlicher Parthenogenesis

Digitized by Google

aber entstünden größere und kleinere Weibchen; die Größendifferenz der Eier hinge mit der der Tiere, die aus ihnen hervorgehen, zusammen und könnte durch „prospektive“ Anpassung entstanden sein.

Im übrigen sind die Eier des Dinophilus, wie wir durch die von R. Hertwig angeregten Untersuchungen v. Malsen's wissen, den Eizellen, wie sie z. B. die Pflanzen besitzen, nicht streng vergleichbar. Sie gehen aus der Verschmelzung von Tetraden mit je einem Ei und drei abortierten Eiern hervor; zur Bildung der kleinen verschmelzen wenige, zur Bildung der großen viele Tetraden[60]).

Bietet das eben besprochene Verhalten der Honigbiene und des Dinophilus unverkennbare, wenn gleich kaum unüberwindbare Schwierigkeiten für eine Ausdehnung unserer Versuchsergebnisse auf die Tiere, so finde ich umgekehrt nach den cytologischen Untersuchungen E. Wilson's[61]) eine auffällige Übereinstimmung mit dem Verhalten mancher Schnabelkerfe (Hemipteren) *).

Betrachten wir zunächst Protenor belfragei; die Gattungen Anasa, Alydus und Harmostes verhalten sich im wesentlichen gleich. Wilson fand, in Bestätigung und Verbesserung der Angaben anderer Forscher, vor allem Mc Clung's, die in seiner Arbeit nachgesehen werden mögen, daß das Weibchen in seinen Kernen eine gerade Anzahl Chromosomen, 14, besitzt, das Männchen eine ungerade, 13, — also ein Chromosom weniger. Von den 14 Chromosomen des Weibchens sind zwei „Idiochromosomen“ gleich und besonders groß, auch die andern 12 gehören ihrer Größe nach paarweise zusammen, Fig. 7B; bei der Reduktionsteilung während der Keimzellbildung werden sie so verteilt, daß jedes der Eier ein Idiochromosom enthält, neben sechs anderen Chromosomen. Unter den 13 Chromosomen des Männchens befindet sich nur ein derartiges Chromosom, das „akzessorische“ oder „heterotrope“ Idiochromosom, neben 12 kleineren, ebenfalls paarweise zusammengehörenden, Fig. 7A, und bei der Keimzellbildung, Fig. 7C, werden sie so verteilt, daß die Hälfte der Spermatozoen dieses Chromosom und 6 weitere erhält, Fig. 7E, während die andere Hälfte überhaupt nur 6 kleinere

*) Die folgenden Betrachtungen hatten ihre definitive Form erhalten, ehe mir V. Häcker's Behandlung des Themas „Chromosomen und Geschlechtsbestimmung“ (Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, Bd. I, S. 61, 1907) bekannt wurde; ich verweise deshalb hier nur darauf.

Digitized by Google

Chromosomen bekommt, Fig. 7 D. Zu den Eiern mit ihren stets in Siebenzahl vorhandenen Chromosomen treten also Spermatozoen, von denen die einen 6, die anderen 7 Chromosomen enthalten, und wenn die Hälfte der Nachkommen 14 Chromosomen hat und weiblich ist, und die Hälfte 13 Chromosomen zeigt und männlich ist,

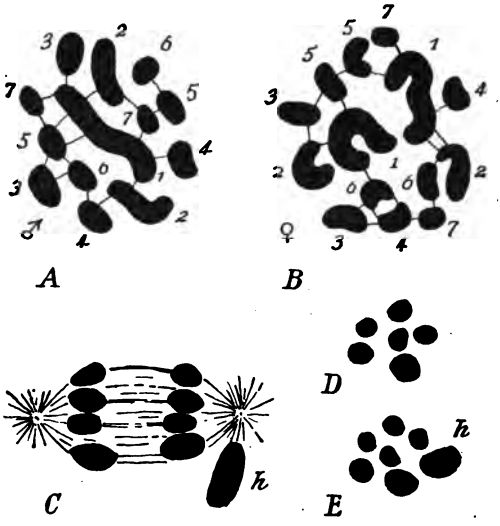



Fig. 7.

Protenor belfragei (Kopien nach E. Wilson). Chromosomen in Polansicht bei der Metaphase: A von Spermatogonien, B von unreifen Ovarien. Sie sind paarweise numeriert, man sieht sofort, daß bei A der Parling zu dem Idiochromosom 1 fehlt: es ist das „heterotrope" Chromosom. C Anaphase der zweiten Teilung der Spermatocyte, D, E Schwestergruppen derselben Spindel in Polansicht. h ist das „heterotrope" Chromosom.

so läßt sich kaum daran zweifeln, daß die beiden Sorten Spermatozoen wirklich funktionsfähig sind, und die Eier, die ein Spermatozoon mit 6 Chromosomen erhalten, zu Männchen, die Eier, die eines mit 7 erhalten, zu Weibchen werden.

Wir haben also, nach der Chromosomenzahl, bei Protenor auch einerlei weibliche und zweierlei männliche Keimzellen. Und wie bei Bryonia dioica $^3/_4$ der überhaupt gebildeten Keimzellen die weibliche und nur $^1/_4$ die männliche Tendenz haben, so besitzen bei Protenor $^3/_4$ der überhaupt gebildeten Keimzellen (alle weiblichen und die Hälfte der männlichen) 7 Chromosomen, und nur $^1/_4$ der Keimzellen (die Hälfte der männlichen) 6 Chromosomen. Wir brauchen bloß anzunehmen, daß die Keimzellen mit einem Idiochromosom, also die mit 7 Chromosomen, die rezessive, weibliche Tendenz, jene ohne Idiochromosom, also mit 6 Chromosomen, die

Digitized by Google

dominierende, männliche besitzen, und die Übereinstimmung ist, wie mir scheint, vollkommen.

Es wird auf den ersten Blick wohl befremden, daß die Keimzellen, denen ein Chromosom fehlt, die dominierende Tendenz besitzen sollen. Wir dürfen aber vielleicht daran erinnern, daß bei Satureia hortensis die weibliche Tendenz, die doch durch das Latentsein der Anlagen für die männlichen Sexualorgane zustande kommt, über die zwittrige dominiert, wo diese Anlagen neben denen für die weiblichen Organe aktiv sind (S. 39), um der Annahme viel von ihrem Auffallenden zu nehmen.

Bei der Gattung Lygaeus — die Gattungen Euschistus, Coenus und Podisus verhalten sich ähnlich — ist die Chromosomenzahl in den Kernen der Männchen und Weibchen gleich; auch beim Männchen sind zwei Idiochromosomen da, das „heterotrope" von Protenor hat hier einen Paarling, er ist aber sehr viel kleiner. Hier müssen die Keimzellen mit dem zwergigen Chromosom die männliche Tendenz haben. Bei Nezara endlich sind die Idiochromosomen bei Männchen und Weibchen nicht nur in gleicher Zahl, sondern auch in gleicher Größe vorhanden; diese Gattung bildet wohl das Anfangsstadium einer phylogenetischen Reihe, in der das Idiochromosom in den Keimzellen mit männlicher Tendenz immer mehr reduziert wurde, bis es bei Protenor ganz verschwunden ist.

Wir können wohl sagen: Für gewöhnlich werden, wie bei Nezara, zweierlei Keimzellen gebildet, die sich zwar durch den Zustand der Anlagen in ihnen, aber nicht auch äußerlich durch die Chromosomen unterscheiden. Allmählich hat sich dann auch hier und da eine Differenzierung in den Chromosomen eingestellt, ohne daß die Idiochromosomen „Geschlechtsbestimmer" (vgl. unten) sein würden. Die Tatsache, daß beim Spalten die Tendenz von dem Anlagenkomplex, mit dem die eine Keimzelle sie in den Nachkommen gebracht hat, auf den Komplex aus der anderen Keimzelle übergehen kann (von a auf r und umgekehrt, vergl. S. 47), legt natürlich nahe, daß die Ursache für die Tendenz an einen materiellen Träger gebunden ist. Die Idiochromosomen werden aber diese Träger nicht sein; im Gegenteil, das Verschwinden des Idiochromosoms aus den Keimzellen mit männlicher Tendenz bei Protenor scheint mir gerade zu beweisen, daß es kein Geschlechtsbestimmer war.

In nebenstehendem Schema ist das Verhalten bei Keimzellbildung und Befruchtung oben für Bryonia, unten für Protenor, Lygaeus und Nezara, nach E. Wilson kopiert, zusammengestellt;

Digitized by Google

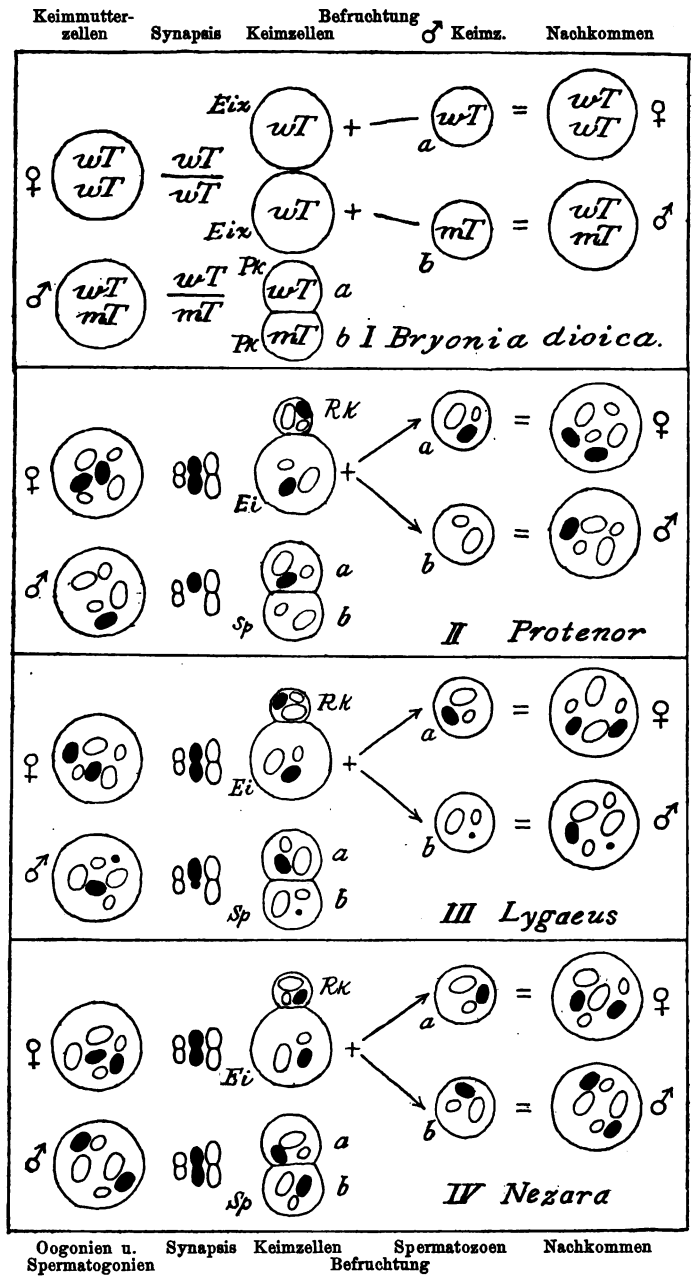



Fig. 8.

I Bryonia dioica, II Protenor, III Lygaeus, IV Nezara. II—IV Kopien nach Wilson. wT weibliche, mT männliche Tendenz, Eiz Eizelle, Pk Pollenkorn, Sp Spermatozoid, Rk Richtungskörper. Vergl. im Übr. den Text.

Digitized by Google

die Idiochromosomen (also auch das „heterotrope“) sind schwarz, die anderen Chromosomen weiß, von diesen letzteren hat Wilson der Einfachheit halber jedesmal nur zwei Paare gezeichnet.

Wilson selbst deutet freilich seine Ergebnisse wesentlich anders. Er stellt zwei Erklärungsversuche auf, unter denen er keine Entscheidung trifft.

Nach der ersten Deutung sind die Idiochromosomen „Geschlechtsbestimmer“, eine Idee, die zuerst Mc Clung[62]) ausgesprochen hat. Bei Protenor muß dann das nur bei der Hälfte der Spermatozoen vorhandene, „heterotrope“ Chromosom der Bestimmer für das männliche Geschlecht sein, da es ja allein in den Kernen des Männchens vorkommt. Da aber jene Spermatozoen, in die es übergeht, die mit 7 Chromosomen, bei der Entstehung der Weibchen beteiligt sind, wie wir sahen, muß das Idiochromosom, das in den Kernen der so befruchteten Eier steckte, ein das weibliche Geschlecht hervorrufender Bestimmer sein und den aus dem Spermatozoon stammenden, männlichen Bestimmer an der Entfaltung hindern, es muß über ihn dominieren. Die andere Hälfte der Spermatozoen, denen das heterotrope Chromosom fehlt, die mit 6 Chromosomen, haben überhaupt keinen Geschlechtsbestimmer, und da sie bei der Bildung der Männchen beteiligt sind, müssen die von ihnen befruchteten Eier in ihrem Idiochromosom einen männlichen Geschlechtsbestimmer besessen haben, der, da er durch das Spermatozoon keinen Partner erhält, ungestört wirken und dem Embryo den männlichen Charakter aufprägen kann. Demnach muß Wilson annehmen, daß zweierlei Eier in annähernd gleicher Zahl gebildet werden; in den einen muß ein männlicher, in den andern ein weiblicher Geschlechtsbestimmer stecken. Diese erste Konsequenz der Annahme von Geschlechtsbestimmern fordert dann eine weitere Hilfshypothese, die zuerst von Castle aufgestellt worden ist.

Wie vor ihm Strasburger, dem hierfür durchaus die Priorität gebührt, hat auch Castle versucht, die Geschlechterbildung in den Kreis der von Mendel entdeckten Vererbungsgesetze zu ziehen. Strasburger hatte angenommen, daß vor der Keimzellbildung eine Spaltung eintrete, in der Weise, daß von den männlichen (♂) sowohl wie von den weiblichen (♀) Keimzellen je die eine Hälfte die Tendenz *m* besäße, ein männliches Individuum zu werden, und die andere Hälfte jene *w*, ein weibliches Individuum zu geben. Nach seiner Annahme würden dann — ganz wie bei einem typisch spaltenden

Digitized by Google

Erbsenbastard — in der Hälfte der Einzelfälle bei der Befruchtung Keimzellen mit gleicher Tendenz zusammen kommen (zu Homozygoten), nämlich in $^1/_4$ solche mit männlicher Tendenz, ♂ *m* und ♀ *m*, wobei natürlich Männchen entstünden, und in $^1/_4$ solche mit weiblicher Tendenz, ♂ *w* und ♀ *w*, die Weibchen gäben. In der andern Hälfte der Fälle kämen Keimzellen mit ungleicher Tendenz zusammen (zu Heterozygoten), in $^1/_4$ Eizellen mit weiblicher, ♀ *w*, und männliche Keimzellen mit männlicher Tendenz, ♂ *m*, und in $^1/_4$ Eizellen mit männlicher, ♀ *m*, und männliche Keimzellen mit weiblicher Tendenz, ♂ *w*, wobei dann immer der Zufall entscheiden sollte, ob die männliche oder weibliche Tendenz obsiegte, und zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Individuen entstünden. Unter 1000 Nachkommen hätten wir dann:

| | | | |
|---|---|---|---|
| 250 „Homozygoten“ | aus ♀ m + ♂ m, | alle 250 | männlich |
| 250 „Heterozygoten“ | „ ♀ m + ♂ w, | davon 125 | „ u. 125 weibl. |
| 250 „Heterozygoten“ | „ ♀ w + ♂ m, | „ 125 | „ u. 125 weibl. |
| 250 „Homozygoten“ | „ ♀ w + ♂ w, | . . . . . | alle 250 weibl. |
| | | zusammen 500 | männl. u. 500 weibl. |

Neben anderen Schwierigkeiten tritt besonders eine hervor: daß die Männchen sowohl als die Weibchen doppelter Herkunft wären. Sie enthielten teils (als Homozygoten) nur gleiche Anlagen (♀ m + ♂ m, resp. ♀ w + ♂ w), teils (als Heterozygoten) ungleiche (♀ m + ♂ w und ♀ w + ♂ m). Nur im letzteren Falle könnten bei der Keimzellbildung wieder zweierlei Keimzellen, *m* und *w*, entstehen, wie es die Annahme verlangt, von der wir oben ausgingen.

Um dieser Schwierigkeit auszuweichen, nahm nun Castle an, daß nicht jede weibliche Keimzelle von jeder beliebigen männlichen befruchtet werden könne, sondern daß sich nur Keimzellen mit verschiedenen Tendenzen vereinigen könnten, also nur eine weibliche Keimzelle mit männlicher Tendenz mit einer männlichen mit weiblicher Tendenz (♀ *m* mit ♂ *w*), und umgekehrt eine weibliche Keimzelle mit weiblicher Tendenz mit einer männlichen mit männlicher Tendenz (♀ *w* mit ♂ *m*), durch eine Art „selektiver Befruchtung“. So entstünden nur Heterozygoten, es könnten natürlich bei der Keimzellbildung aller Individuen wieder zweierlei Keimzellen entstehen, und das Spiel immer weiter gehen.

Hierin muß nun auch Wilson Castle's Spur folgen; er muß annehmen, daß bei Protenor die Eier mit dem weiblichen Geschlechtsbestimmer nur von den Spermatozoen mit dem männlichen Geschlechtsbestimmer befruchtet werden können, und die Eier mit

Digitized by Google

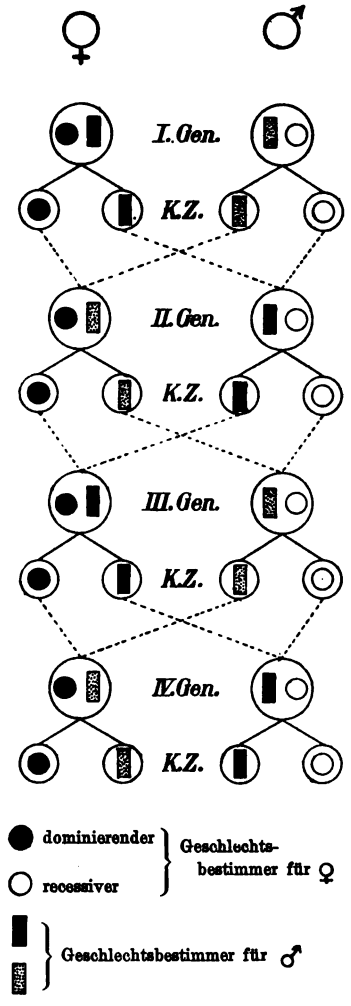



Fig. 9.

Geschlechtsbestimmung bei Hemipteren durch Idiochromosomen nach E. Wilson's erster Hypothese schematisch dargestellt. Links die Weibchen, rechts die Männchen, als große Kreise, und damit durch ganze Linien verbunden ihre Keimzellen K.Z. als kleine Kreise, der Einfachheit halber blos je zwei; überall nur die Idiochromosomen eingezeichnet. Die punktierten Linien geben die Vereinigung der Keimzellen zur Bildung der nächsten Generation an. Es dürfen nie zwei Scheiben oder zwei Rechtecke zusammenkommen („selektive" Befruchtung). Vergl. den Text.

dem männlichen Geschlechtsbestimmer nur von den Spermatozoen ohne einen solchen, sonst kommen die Geschlechtsbestimmer nicht in der richtigen Weise zusammen, und es könnten bei der Keimzellbildung nicht die richtigen Spaltungen eintreten.

Bei Nezara hätten alle Spematozoen ein geschlechtsbestimmendes Chromosom; bei der einen Hälfte müßte es das bei Protenor vorhandene, männchenbestimmende sein, bei der anderen Hälfte ein weibchenbestimmendes. Dieses wäre bei Protenor ganz verschwunden, bei Lygaeus stark reduziert; es müßte gegenüber dem im Kern der Eizelle steckenden, das männliche Geschlecht bestimmenden Idiochromosom rezessiv sein. Die 50 % Weibchen und 50 % Männchen kämen also dadurch zustande, daß immer das im Kern der Eizelle steckende Idiochromosom, mag es nun ein männlicher oder weiblicher Bestimmer sein, das Geschlecht entschiede und das im Spermatozoon eingeführte rezessiv wäre.

Das nebenstehende Schema (Fig. 9) zeigt das Wandern der Geschlechtsbestimmer für Nezara übersichtlich; um es auf Protenor anwenden zu können, braucht man sich nur den rezessiven Geschlechtsbestimmer (die weiße Scheibe) — der so wie so stets auf derselben Seite bleibt, wegzudenken.

Digitized by Google

Gegen diese erste, mit großem Scharfsinn ausgedachte Hypothese Wilson's läßt sich nun mancherlei einwenden.

Das geschlechtsbestimmende Idiochromosom könnte nicht einfach der Träger der Anlagen für ein bestimmtes Geschlecht sein — wir sahen ja, daß jede Keimzelle beide Anlagenkomplexe überträgt, es kann nur entweder den einen Anlagenkomplex in seiner Entwicklung fördern oder den anderen hemmen. — Würde man annehmen, daß es außerdem auch noch Träger der Anlagen sei, so hätte das Spermatozoon mit 6 Chromosomen bei Protenor überhaupt keine; „ephebogenetisch" entwickelt, würde es einen ganz geschlechtslosen Organismus liefern. Steckten die Anlagen außerhalb des Idiochromosoms, so würde aus dem Spermatozoon auf diesem Wege ein zwittriges Individuum entstehen müssen.

Daß unsere Versuche keine Stütze für die Annahme von zweierlei Eiern mit verschiedener Tendenz gegeben haben, ist schon genügend betont worden; darauf lege ich das Hauptgewicht. Was die „selektive Befruchtung" anbetrifft, so haben wir keinen experimentellen Beweis für ihr Vorhandensein in dieser Form. Er ließe sich nur so erbringen, daß man einzelne männliche und weibliche Keimzellen zusammenbrächte und feststellte, ob die Vereinigung jedesmal gelingt, oder nur in der Hälfte der Fälle. Meine eigenen Versuche mit Hanf sind an den experimentellen Schwierigkeiten gescheitert. Daß auch bei den besten Chancen nur ein Teil der äußerlich völlig normalen Pollenkörner befruchtungstüchtig und nur ein Teil der Eizellen befruchtbar sein können, habe ich bei der zwittrigen Mirabilis Jalapa nachgewiesen[63]), und so wird es auch sonst wohl immer sein. Es ließe sich also auch bei einem Objekt, das keine technischen Schwierigkeiten böte, günstigen Falls nur die Unrichtigkeit der Annahme einer selektiven Befruchtung zeigen — wenn mehr als 50 % der Verbindungen gelingen würden —, nicht ihre Richtigkeit.

Auch die Annahmen, die Wilson über das Dominieren und Rezessivsein der verschiedenen Geschlechtsbestimmer, resp. der Keimzellen mit diesen Chromosomen, für den gewöhnlichen Fall (Nezara) machen muß, scheinen mir wenig wahrscheinlich. Danach wären die beiden männchenbestimmenden Chromosomen unter sich gleichwertig, dagegen hätten wir zweierlei Weibchenbestimmer, die einen dominierten stets über die Männchenbestimmer, die anderen wären ihnen gegenüber stets rezessiv. Dafür kenne ich kein Analogon unter den übrigen Vererbungserscheinungen.

Digitized by Google

Allen diesen Schwierigkeiten gegenüber, die im ersten Erklärungsversuch Wilson's liegen, scheint mir die Deutung, die ich an der Hand des für Bryonia Festgestellten den cytologischen Tatsachen gegeben habe (S. 58), vorzuziehen zu sein, zumal da Wilson's zweiter Erklärungsversuch selbst viel Übereinstimmendes enthält.

Nach ihm haben die Idiochromosomen auch eine spezifische Funktion bei der Geschlechtsbestimmung; er sieht aber davon ab, den einzelnen spezielle Rollen als „Männchenbestimmer" und „Weibchenbestimmer" zuzuteilen. Er schreibt ihnen nur ungleiche „Aktivität" („activity, whatever be its nature") zu und nimmt an, daß bei geringerer Aktivität ein Männchen, bei größerer ein Weibchen entsteht. Die eine Hälfte der Spermatozoen hat bei Nezara ein aktiveres, die andere ein passiveres Idiochromosom; dieses letztere kann infolge seiner Passivität bei Lygaeus reduziert oder (bei Protenor) ganz verschwunden sein. Alle Eier können dann, wie schon Wilson bemerkt, Idiochromosomen mit der gleichen, eigentlich beliebigen Aktivität enthalten, und wir brauchen keine „selektive Befruchtung". Tritt mit dem Spermatozoon ein aktiveres Chromosom ins Ei (Nezara), oder überhaupt noch eines (Protenor), so entsteht ein Weibchen, kommt ein passiveres oder keines dazu, ein Männchen. In diesem zweiten Fall kann bei der Keimzellbildung eine Spaltung eintreten, sodaß die eine Hälfte der Spermatozoen das aktivere oder einzige, die andere das passivere Idiochromosom oder gar keines erhält; im ersten Fall, wenn ein Weibchen spaltet, erhalten beide Keimzellen eines, und das Spiel kann aufs neue beginnen. Fig. 6 A (S. 44) kann als Schema für Nezara dienen, wenn man für *w* „aktiveres" und für *m* „passiveres" Idiochromosom setzt. Daraus geht schon die weitgehende Übereinstimmung mit unserer Erklärung hervor.

Die Vorstellung aber, die Wilson's zweiter Hypothese zugrunde liegt, daß ein Minus an Chromatin oder an Aktivität die wirkliche Ursache sei, weshalb ein Männchen und nicht ein Weibchen entsteht, muß nach dem, was wir über die Differenzierung der hermaphroditen Urform in Männchen und Weibchen, wenigstens bei Pflanzen, sicher wissen (S. 7), unrichtig sein; es kann sich bei der Verminderung der Chromatinmenge beim Männchen des Lygaeus und Protenor, von der die Vorstellung ausgeht, nur um sekundäre Veränderungen handeln, um ein äußeres Zeichen der Verschiedenheit.

Das Vorkommen von zweierlei nach Form und Kerngehalt ver-

Digitized by Google

schiedenen Spermatozoen ist zurzeit von vielen Tieren aus den verschiedensten Klassen bekannt — eine Liste gibt Beard, a. a. O. S. 736, und es liegt nahe, diese Funde wie das bei Hemipteren Festgestellte zu verwerten, soweit beide Formen nebeneinander und in gleichen Zahlen vorkommen. Doch wird ja noch darüber gestritten, ob beide funktionsfähig sind. Mir scheinen hier Bastardierungsversuche wichtige Ergebnisse liefern zu können.

## Schlußwort.

Bei den vorliegenden Untersuchungen bin ich nicht darauf ausgegangen, durch statistische Erhebungen das Zustandekommen des Geschlechtsverhältnisses zu ergründen[64]) oder es durch Eingriffe von außen zu verändern; ich habe versucht, für die getrenntgeschlechtigen Organismen die Geschlechtstendenz der Keimzellen **vor** ihrer Vereinigung und ihre gegenseitige Beeinflussung **bei** ihrer Vereinigung, bei der Befruchtung, auf experimentellem Wege zu ermitteln.

Ich glaube für die Cucurbitacee Bryonia dioica in exakter Weise gezeigt zu haben,

1. daß die Keimzellen schon progam eine bestimmte Geschlechtstendenz haben, alle weiblichen die, wieder weibliche Nachkommen zu geben, die männlichen dagegen nur zur Hälfte die, zu Männchen zu werden, zur Hälfte die, Weibchen zu geben,

2. daß die endgültige Entscheidung über das Geschlecht jedes Nachkommen erst bei dem Zusammentritt der Keimzellen, bei der Befruchtung, fällt, und

3. daß beim Zusammenkommen von Keimzellen mit ungleicher Tendenz die männliche die Oberhand erhält, so daß dann der Nachkomme stets ein Männchen wird.

Aus diesen drei Sätzen ergibt sich die Geschlechtsbildung als ein einfacher Vererbungsvorgang, auf den sich die Mendelsche Spaltungsregel anwenden läßt: die Weibchen sind rein, „Homozygoten“, die Männchen Bastarde, „Heterozygoten“ (S. 42—46); die Spaltung erfolgt bei der Keimzellbildung und liefert bei den Homozygoten einerlei, bei den Heterozygoten zweierlei Keimzellen.

Es ist fast sicher, daß die drei Sätze auch für Melandrium album, eine Pflanze aus einem ganz anderen Verwandtschaftskreis, gelten, und sehr wahrscheinlich, daß sich alle diöcischen Blütenpflanzen ähnlich verhalten. Möglich ist es, daß auch die niedrigeren



Digitized by Google

Pflanzen und die Tiere, wenigstens zum Teil, angeschlossen werden können. Während sich nach E. Wilson's cytologischen Untersuchungen die Schnabelkerfe genau so wie Bryonia verhalten dürften, machen Fälle wie die Honigbiene und Dinophilus apatris besondere Hilfsannahmen nötig.

Wenn so wenigstens die Möglichkeit für eine Ausdehnung des bei höheren Pflanzen Festgestellten vorliegt, soll nicht behauptet werden, daß die Differenzierung des Geschlechtes in manchen Entwicklungsreihen nicht von vornherein einen ganz anderen Weg eingeschlagen haben kann. Vielleicht sind aber einige Punkte ursprünglich stets gleich: 1. daß jede Keimzelle progam eine bestimmte Tendenz erhält, 2. daß die Keimzellen des einen Geschlechtes (es könnte auch das männliche sein) nur ein und dieselbe Tendenz erhalten, die des anderen Geschlechtes teils die eine, teils die andere Tendenz, und daß 3. nicht der Zufall bald der einen, bald der andern Tendenz den Sieg verleiht, wenn bei der Befruchtung Keimzellen mit ungleichen Tendenzen zusammenkommen, sondern daß dann ein von vornherein festgelegter Unterschied in der Entfaltungsstärke die Entscheidung zugunsten einer bestimmten Tendenz herbeiführt.

Die Versuche mit den Zwischenstufen zwischen reinem Zwittertum und reiner Getrenntgeschlechtigkeit geben zum Teil abweichende Resultate, die aber teleologisch verständlich sind (S. 48).

Die progame Bestimmung der Keimzellen schließt eine Beeinflussung der Verhältniszahl von Männchen und Weibchen durch allerlei Eingriffe nicht ganz aus. Primäre Wirkungen (Veränderung der Tendenz der Keimzellen, Verschiebung des Stärkeverhältnisses der beiderlei Tendenzen) halte ich wenigstens für möglich, sekundäre sind teils sicher zu erwarten (ungleich leichtes Gelingen der verschiedenen Kombinationen der Keimzellen z. B.), teils sicher nachgewiesen (ungleiche Mortalität der Keime z. B.). Auf solchen Ursachen beruht die für jede Spezies, ja jede Sippe einer Spezies verschieden ausfallende Verhältniszahl von Männchen und Weibchen.

Die habituelle Parthenogenesis liefert keine sicheren Beweise für die progame Tendenz befruchtungsbedürftiger Keimzellen. Mit der Erwerbung der Fähigkeit, sich parthenogenetisch zu entwickeln, wird die Bedeutung der weiblichen Keimzellen für

Digitized by Google

das Geschlechtsverhältnis der Art verändert, und es könnte eine Korrektur durch Wechsel der Tendenz eintreten.

„Eine Keimzelle hat eine bestimmte Geschlechtstendenz“ (z. B. die männliche), bedeutet nur, daß von den beiden Anlagenkomplexen, dem für die männlichen und dem für die weiblichen, primären und sekundären Geschlechtscharaktere, der eine (z. B. der männliche) im allein entfaltungsfähigen Zustand, „aktiv“, ist, oder doch im entfaltungsfähigeren Zustand, als der andere, „latente“.

Die männlichen und weiblichen Keimzellen zwittriger und einhäusiger Pflanzen haben die Tendenz, zwittrige und einhäusige Nachkommen hervorzubringen.

Die physiologische männliche oder weibliche Stimmung der Keimzellen, die für ihre Vereinigung sorgt, und was von ihr abhängt, ist nicht mit der männlichen und weiblichen Tendenz der Keimzellen zu verwechseln, der Veranlagung, Pflanzen hervorzubringen, deren Keimzellen die männliche oder die weibliche Stimmung haben.

Das Problem der Geschlechtsbestimmung, mit dem wir uns hier beschäftigt haben, ist nach meiner Überzeugung von der Frage nach dem Wesen der physiologischen Stimmung und des Befruchtungsvorganges überhaupt ganz unabhängig, gerade so wie die Vererbung der Blütenfarbe z. B. davon unabhängig ist, ob es sich dabei um einen fettlöslichen Farbstoff der Chromatophoren oder um einen wasserlöslichen im Zellsaft handelt.

Die Bastardierungsversuche zwischen zweihäusigen Pflanzenarten untereinander machen es wahrscheinlich,

1. daß allgemein der latente Zustand eines Anlagenkomplexes für die Geschlechtscharaktere (aus der einen Keimzelle) in den Nachkommen aktiv werden kann, wenn er bei der Befruchtung mit demselben Komplex in aktivem Zustand (aus der anderen Keimzelle) zusammentrifft, so daß die Männchen den Weibchen völlig gleichwertig sind, und daß dieser aktive Zustand, nach der Trennung der Komplexe während der Keimzellbildung, wieder in den latenten Zustand zurückgehen kann (S. 46, 47).

2. daß sich die Ursache, die die alleinige oder doch größere Entfaltungsstärke des einen Anlagenkomplexes für die Geschlechtscharaktere bedingt (die der Keimzelle ihre Tendenz gibt), von dem Komplex mit dem sie in den Nachkommen eingeführt wurde, trennen und auf dem Komplex übergehen kann, der durch die andere Keimzelle in den Nachkommen eingeführt worden war (S. 47).



Digitized by Google

# Literaturnachweise und Zusätze.

1. Klebs, G. Über das Verhältnis des männlichen und weiblichen Geschlechtes in der Natur. Jena 1894.

Cuénot, L. Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. scient. de la France et de la Belg. T. 32 p. 462 (1899).

Strasburger, E. Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. Bd. 20 S. 657 u. f. (1900).

Häcker, V. Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 37 N. F. 30 S. 387 (1902).

Beard, J. The Determination of Sex in Animal Development. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 16 S. 703 (1902).

Castle, W. E. The Heredity of Sex. Bull. Mus. of Comp. Zoöl. at Harvard Coll. Vol. 40 No. 4 (1903).

Lenhossék, M. v. Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.

Schultze, O. Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Gesch. Bd. 63 S. 197 (1903).

Bayer, H. Befruchtung und Geschlechtsbildung, III. Aufl. Straßburg 1904.

Hertwig, R. Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1905, S. 186, und Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem, ibid., 1906, S. 90.

Ferner:

Hildebrand, F., Die Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. Leipzig 1867.

Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergl. Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allg. Teil, I. Lief. 2. Aufl., vor allem S. 377 und f. 1902.

Waldeyer, W. Die Geschlechtszellen, in O. Hertwig's Handbuch der Entwickelungslehre der Wirbeltiere. I. Lief., vor allem S. 413 u. f. 1901.

2. Eine populäre Darstellung der einschlägigen Verhältnisse gibt z. B. E. Küster in seinem kleinen Buche „Vermehrung und Sexualität bei den Pflanzen“ (Aus Natur u. Geisteswelt, Bd. 112, 1906).

3. Vergl. dazu F. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I und II, Jena 1904 und 1905. Ich habe Dasycladus und Ulothrix auf die Autorität dieses Forschers hin (II. S. 58) als diöcisch und nicht als nur selbststeril aufgeführt.

Digitized by Google

4. Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Bd. II. S. 177, 745, 802.

5. Blakeslee, A. F. Sexual Reproduction in the Mucorineae. Proc. Am. Acad. Bd. 40, p. 205 (1904) und verschiedene spätere Veröffentlichungen dieses Autors.

6. Hofmeister, W. Allgemeine Morphologie S. 547 (1868), Goebel, K., Organographie der Pflanzen, Bd. II. S. 653 (1901), Čelakovský, L., Über den Ursprung der Sexualität bei den Pflanzen, Ref. im Botan. Centralbl. Bd. 95, S. 37 (1903). Coulter und Chamberlain (Morphology of Angiosperms, p. 21, 1904) halten eine Entscheidung, welcher Zustand der primitivere sei, für unmöglich, weil die Diöcie bei ganz niedrig und ganz hochstehenden Blütenpflanzen auftrete und dort mit der Windblütigkeit, hier mit dem Insektenbesuch der Blüten zusammenhänge. Ihre Argumentation halte ich nicht für zwingend, weil wir die Geschlechtertrennung auch in anderen Verwandtschaftskreisen unabhängig von der Höhe der übrigen Merkmale auftreten sehen.

Auf derselben Naturforscherversammlung, auf der ich den Inhalt dieser Arbeit referierte, hat von Wettstein dargelegt, daß die „zwittrige Blüte" der Angiospermen (also der gewöhnlichen Blütenpflanzen) als ein ganzer Blütenstand aufgefaßt werden sollte, mit einer zentralen weiblichen Blüte (dem Pistill), die von einer Anzahl männlicher Blüten (den einzelnen Staubgefäßen) umgeben werde (ähnlich dem „Cyathium" von Euphorbia). So bestechend die Argumentation ist, kann ich ihr gegenüber gewisse Bedenken nicht unterdrücken. Für uns ist die Frage übrigens in sofern weniger wichtig, als auch von Wettstein von dem einhäusigen, nicht dem zweihäusigen Zustand als dem primären ausgeht, und zudem bei allen von uns zu Versuchen benützten Diöcisten die eingeschlechtigen Blüten auch für ihn nicht den primären Zustand repräsentieren können, sondern aus dem „zwittrigen" nachträglich wieder hervorgegangen sein müssen.

7. Verfolgen wir die von W. Hofmeister festgestellte phylogenetische Entwicklungsreihe: Moose — Farnpflanzen — Gymnospermen (Nadelhölzer etc.) — Angiospermen, aufwärts, so ist die Tendenz zur Diöcie ganz deutlich. Seit den klassischen Untersuchungen dieses Forschers wissen wir, daß die in diese Reihe gehörigen Pflanzen einen scharfen „Generationswechsel" zeigen: zwischen einer geschlechtlichen Generation, die aus den Individuen besteht, die aus der Spore hervorgehen und männliche und weibliche Keimzellen bilden, und einer ungeschlechtlichen, deren Individuen aus den befruchteten Eizellen hervorgehen und die Sporen bilden. Bei den Moosen ist die geschlechtliche, bei den Angiospermen die ungeschlechtliche Generation viel stärker, reicher, entwickelt, als die andere; Farne und Gymnospermen vermitteln. Bei der geschlechtlichen Generation nennen wir ein Individuum zwittrig oder diöcisch, je nachdem es beiderlei oder nur einerlei Keimzellen, männliche oder weibliche, hervorbringt, bei der ungeschlechtigen nennen wir ein Individuum zwittrig, wenn aus seinen Sporen zwittrige oder männliche und weibliche Individuen der geschlechtlichen Generation entstehen, und diöcisch, wenn aus seinen Sporen nur männliche oder nur weibliche Individuen hervorgehen. [Diese verschiedene Bedeutung von „diöcisch" ist unbequem, und Blakeslee hat in neuester Zeit eine passendere Nomenklatur vorgeschlagen (vergl. die unter 17 zitierte Arbeit), doch folge ich hier der allgemeinen Verständlichkeit wegen der alten Bezeichnung.]

Digitized by Google

Bei den Moosen ist nun die geschlechtliche Generation (Protonema und Moospflanze) meist hermaphrodit, seltener diöcisch, bei den Farnpflanzen (Prothallium) teils hermaphrodit, teils, bei den höher differenzierten Formen, diöcisch, bei den Gymnospermen und Angiospermen (Produkte von Pollenkorn und Embryosack) stets diöcisch. Die ungeschlechtliche Generation der Moose (Moosfrucht) ist, soviel wir (durch Marchal, Blakeslee und Noll) wissen, stets zwittrig, die der Farnpflanzen (beblätterte Pflanze) ebenso, die der Gymnospermen einhäusig oder zweihäusig, die der Angiospermen meist zwittrig, seltener einhäusig oder zweihäusig.

Ich pflege dies in der Vorlesung übersichtlich in folgender Weise zusammenzustellen:

| | Moose | Farnpflanzen | Gymnospermen | Angiospermen | |
|---|---|---|---|---|---|
| geschlechtliche Generation | herma-phrodit oder diöcisch | herma-phrodit oder diöcisch | diöcisch | diöcisch | geschl. Gen. |
| ungeschl. Gen. | hermaphrodit | hermaphrodit (zwittrig oder monöcisch) | herma-phrodit (monöcisch) oder diöcisch | herma-phrodit (zwittrig oder monöcisch) oder diöcisch | ungeschlechtliche Generation |

Dabei stellt zugleich die Fläche, die jede Generation bei den verschiedenen Abteilungen einnimmt, annähernd den Grad ihrer Ausbildung dar.

Wenn man von einer „diöcischen" Angiosperme spricht, meint man die ungeschlechtliche Generation; die geschlechtliche ist ja stets diöcisch.

Die Gymnospermen fallen etwas aus der Reihe heraus, weil bei ihnen zwittrige Blüten fehlen oder nur als Anomalien vorkommen. Das Verhalten von Welwitschia weist darauf hin, daß früher auch zwittrige Formen existierten. Die Stellung der Gymnospermen zwischen Farnpflanzen und Angiospermen wird durch eine ganze Anzahl anderer Merkmale bedingt, in denen sie tiefer als die Angiospermen stehen, trotzdem können sie in diesem einen Punkte, in der Geschlechtsdifferenzierung, durchschnittlich viel höher stehen als die meisten Angiospermen.

8. Vergl. z. B. Hescheler in A. Lang's Lehrbuch der vergl. Anat. der wirbell. Tiere, 2. Aufl., 1. Lief. S. 373 (1900) für die Mollusken.

9. Nach eigenen Untersuchungen: vergl. dazu auch De Vries' Mutations-

Digitized by Google

theorie, Bd. II S. 191; von einem wirklichen Dominieren oder auch nur „Prävalieren“ der Zahnform des M. rubrum ist keine Rede.

10. Gewöhnlich wird als Beispiel der Bastard zwischen Haushahn und Fasanenhenne angeführt, dessen Männchen die sekundären Geschlechtscharaktere des Fasans zeigen, nach Darwin.

11. Hildebrand, Fr. Über einige Fälle von Abweichungen in der Ausbildung der Geschlechter bei Pflanzen. Botan. Zeitg., Bd. 51, I. Abt. S. 27 und f. (1893).

11b. Dies hat M. Block (Un Problème de Statistique humaine et sa Solution, Journal des Économistes, Vol. 35, p. 161, 1898) angenommen. Ich kann aber in dieser Abhandlung keinen stichhaltigen Grund dafür finden. Der Ausgangspunkt liegt in den Sätzen: Les causes de l'égalité (ou presque égalité) des sexes ne sont ni sociales, ni morales, mais physiologiques; on ne peut les chercher que dans l'ovule ou le sperme. Or l'ovule est stérile avant la fécondation, c'est donc le mâle qui lui donne la vie (von mir gesperrt). Féconder veut dire: déposer le germe de la vie etc.

12. Winkler, H. Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg, II, 7. Über Parthenogenesis bei Wickströmia indica (L.) C. A. Meyer. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, 2. Ser. Vol. 5, p. 208. Vergl. auch Strasburger, E. Apogamie bei Marsilia, Flora, Bd. 97, S. 123 (1907), und den auf der Generalversammlung der Deutsch. Bot. Gesellsch. zu Dresden 1907 vorgetragenen, noch nicht erschienenen Sammelbericht H. Winkler's über Parthenogenesis im Pflanzenreich.

13. Ich glaube zwar, daß für Thalictrum purpurascens (und auch für Bryonia dioica) das parthenogenetische Auftreten männlicher Pflanzen noch nicht ganz sicher gestellt ist; sollte es sich bestätigen, so wäre gewiß beachtungswert, daß diese Spezies zu jenen parthenogenetischen Gewächsen gehören, bei denen ein Teil der Eizellen (Thalictrum) oder fast alle (Bryonia) befruchtungsfähig und befruchtungsbedürftig geblieben sind. Man kann sich vorstellen, daß durch eine Umstimmung dem völligen Verlust der Kreuzungsfähigkeit entgegengearbeitet wird, der bei parthenogenetischer Produktion von ausschließlich Weibchen allmählich eintreten müßte. — Auch bei Rumex hat ganz neuerdings F. Roth Parthenogenesis neben Befruchtung nachgewiesen (Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung Rumex, Diss. Bonn. 1907), aber über das Geschlecht der Nachkommen noch keine Angaben gemacht.

14. Taschenberg, O. Historische Entwickelung der Lehre von der Parthenogenesis (Abhandl. d. naturf Gesellsch. zu Halle Bd. 17, S. 375, Anm. 1892).

15. von Siebold, C. T. E. Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden S. 106—130, Leipzig 1871, zitiert nach Beard.

16. Es kommt vor, daß die Bastarde zwischen zwei Arten, die beide getrennten Geschlechtes sind, ein anderes Geschlechtsverhältnis geben, als die Arten selbst zeigen. Den interessantesten Fall hat Tutt bei Schmetterlingen für den Bastard Tephrosia bistorta + T. crepuscularia beschrieben, der fast ausschließlich aus Männchen besteht (Vergl. Castle 1902, S. 206, und die Deutung, die dort gegeben wird). Daß solche Bastardierungen keinen Aufschluß über die uns interessierenden Fragen geben können, scheint mir klar, so sehr sie die Kenntnis der sekundären Verschiebungen fördern können.

Digitized by Google

17. Ein Versuch, der mindestens als Parallele einen gewissen Wert hätte, ließe sich jedoch mit dem Schimmelpilz Sporodinia grandis anstellen. Hier kopulieren gleichwertige Gameten am Ende von Ästen desselben Mycels; das Mycel ist also zwittrig und die Sporenbehälter, die aus den Zygoten hervorgehen, enthalten lauter Sporen, die wieder solche zwittrige Mycelien geben, sind also selbst zwittrig. Durch künstlichen Eingriff zur rechten Zeit kann man, wie vor allem Klebs (Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, I., Jahrbücher f. wiss. Botan., Bd. 32, S. 46. 1898) zeigte, Gameten, die sich zur Kopulation anschicken, an dieser hindern und zur „parthenogenetischen" Reife bringen. Die so gebildeten „Parthenosporen" (Azygosporen) keimen wie die Zygoten, sie geben Mycelien mit Sporenbehältern und aus diesen Sporen wieder Mycelien. Wenn nun die Gameten nicht zwittrige sondern teils männliche, teils weibliche Tendenz besäßen, dürften an solchen isolierten Mycelien keine Zygoten gebildet werden, und es könnten nur Äste von verschiedenen (aus den Sporen der Sporenbehälter verschiedener Azygosporen stammenden) Mycelien kopulieren. Der Versuch steht noch aus, er ist Blakeslee bis jetzt nicht gelungen (Differentiation of Sex in Thallus Gamophyte and Sporophyte, Botan. Gazette Vol. 42, S. 164. 1906), sein Ausfall scheint mir aber nicht im mindesten fraglich zu sein: jedes derartige Mycel wird für sich allein Zygoten bilden können.

18. Germain de Saint-Pierre, Note sur le Lagenaria sphaerico-vulgaris, hybride obtenu à Hyères et description des Espèces du Genre Lagenaria (Bull. Soc. Bot. de France, T. 13 (1866) p. 301). Lagenaria sphaerica Naud. wird jetzt in eine eigene Gattung, Sphaerosicyos Cogn., gestellt. Daß Germain de Saint Pierre die richtige Pflanze verwendet hat, geht aus seiner Beschreibung hervor. Sie lieferte die Eizellen, und da sie das diöcische Elter ist, kann auch nicht wohl eine Täuschung vorgekommen sein. Auffallend ist das Gelingen der Bastardierung und die geringe, aber immerhin vorhandene Fruchtbarkeit des Bastardes bei so entfernt stehenden Eltern, speziell bei den Cucurbitaceen. Es wäre sehr wünschenswert, wenn der Bastard wieder hergestellt und besonders seine Nachkommenschaft mit der heutzutage möglichen experimentellen Sorgfalt untersucht würde; es ist dazu ein südlicheres Klima als das Leipzigs nötig.

19. Ein Vererbungsversuch mit Dimorphotheca pluvialis. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. 24, S. 162 (1906).

20. Hier und da kommt es vor, daß ein Sproß an der Grenze zwischen männlichen und weiblichen Blütenständen gemischte hervorbringt (Hildebrand, Bot. Zeitg. 1893, I. Abt. S. 30) oder, nachdem er schon weibliche gebildet hatte, nochmals zu einzelnen männlichen zurückkehrt.

21. Die einhäusigen oder polygamen Stöcke, die Hy (Sur un cas de polygamie observé dans la Bryone commune. Mém. de la Soc. d'Agricult. des Sciences et Arts d'Angers, 1881, 11 p., zit. nach Penzig, Teratologie, Bd. I S. 76) beobachtet hat, sind mir bei reiner Bryonia dioica so wenig wie Bitter (vergl. das Zitat unter 23) vorgekommen.

22. Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. 21 S. 196 (1903) und: Weitere Untersuchungen über die Gynodiöcie, ibid. Bd. 23 S. 462 (1905).

Digitized by Google

23. Bitter, G., Parthenogenesis und Variabilität der Bryonia dioica. Abh. Nat. Ver. Brem. Bd. XVIII, Heft 1 (1904).

24. Vergl. von Buttel-Reepen's neuesten Sammelbericht (Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., Bd. 1904, S. 48) und Bresslau's Untersuchungen über die Spermapumpe der Königin (Zoolog. Anzeiger, Bd. 29, S. 299, 1906).

Wenn ich als Nichtzoologe eine Meinung äußern darf, so möchte ich, wie Beard, annehmen, daß bei der Honigbiene zweierlei Eier gebildet werden, die ich aber zunächst einander nicht als männliche und weibliche, sondern lieber als parthenogenetische und befruchtungsbedürftige gegenüberstellen würde. Bei jenen wäre, vielleicht mit dem Übergang zur Entwicklungsfähigkeit ohne Befruchtung, die ursprünglich weibliche Tendenz so verändert worden, daß der männliche Anlagenkomplex in den entfaltungsfähigen Zustand geriet; das wären die Drohneneier. Die befruchtungsbedürftigen hätten die weibliche Tendenz behalten; das wären die Arbeiter- und Königinneneier; ihr Verhalten ist oben (S. 54) angegeben. Für gewöhnlich werden die Drohneneier nicht befruchtet, weil sie nicht befruchtet werden können; werden sie es ganz ausnahmsweise einmal, was die Bastardierungsversuche Dzierzon's (mir nur aus dem Zitat bei v. Siebold, Wahre Parthenogenesis, S. 95 bekannt) doch sehr wahrscheinlich machen, so ist an der männlichen Tendenz nichts mehr zu ändern. Gerade daß Dzierzon nur einmal einzelne Drohnen mit den Merkmalen der italienischen Rasse fand, spricht für ihre Bastardnatur. Ganz sicher ist es freilich nicht, ob die paar Bastard-Drohneneier nicht von einer Bastard-Arbeiterin ohne Befruchtung gelegt worden sind, was von Berlepsch (v. Siebold a. a. O.) zuerst vermutete, oder daß bei einzelnen befruchtungsbedürftigen Eiern die männliche Tendenz ausgebildet werden oder die weibliche rezessiv bleiben kann.

Daß derselbe Organismus befruchtungsfähige resp. befruchtungsbedürftige und gleichzeitig auch parthenogenetisch sich entwickelnde Eizellen hervorbringen kann, hat zuerst J. B. Overton für Thalictrum purpurascens gezeigt (Über Parthenogenesis bei T. p., Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. 22, S. 274, 1904), und nach Rosenberg's Untersuchungen ist es auch bei Hieracien der Fall (Cytological studies on the Apogamy in Hieracium, Botan. Tidskr. Bd. 28, S. 143 1907), was ich nach Mendel's Beobachtungen schon vorher geschlossen hatte (Abhandl. d. K. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Math.-phys. Kl., Bd. XXIX, Heft III S. 250, 1905), ferner bei Rumex nach F. Roth (vergl. unter 13). Doch machen hier die parthenogenetisch sich entwickelnden Eizellen nicht, wie bei der Biene, die Reduktionsteilung durch.

Wenn ich oben angenommen habe, die Drohneneier könnten nicht befruchtet werden, so stütze ich mich dabei auf eine Überlegung, die gewiß auch schon von anderer Seite gemacht worden ist, die ich aber in der mir nur teilweise bekannten Literatur nicht gefunden habe: Auch wenn nicht für jedes Ei die Spermapumpe Bresslau's (Zool. Anz. Bd. 29, S. 299) in Tätigkeit gesetzt wird, müssen, da jedesmal relativ große Mengen Sperma (etwa 100 Spermatozoen nach genanntem Autor) in den Ovidukt befördert werden, und die Spermatozoen doch einige Zeit am Leben bleiben, dort eigentlich immer genügend Spermatozoen zur Befruchtung vorhanden sein, wenn auch manche an den Eiern klebend ausgeführt werden mögen. Wie unter diesen Umständen die Königin ein bestimmtes Ei befruchten soll und das folgende nicht, kann ich mir nicht vorstellen.

Digitized by Google

Die Königin brauchte so nicht zu entscheiden, ob sie ein Ei befruchten will oder nicht; sie müßte aber doch die parthenogenetisch sich entwickelnden von den befruchtbaren Eiern unterscheiden können, da sie sie ja in verschiedene Zellen legt. Daß sie sich irren kann, wissen wir. Die Schwierigkeiten, die sich der Annahme einer Vorbestimmung der Eier entgegenstellen, und auf die v. Buttel-Reepen genügend aufmerksam gemacht hat, verkenne ich nicht, sie scheinen mir aber, der, wie mir scheint, physiologischen Unmöglichkeit der „Wahlbefruchtung“ gegenüber, nicht zu groß.

Daß die Drohnen fast ausnahmslos parthenogenetisch entstehen, halte ich für ganz sicher. In dem von Perez (Ann. d. Sciences Naturelles, VI. Sér., Zoologie, Tom. 7, Art. 18, 1878) beschriebenen Falle, der ihre Entstehung auf geschlechtlichem Wege beweisen sollte, und bei dem die Hälfte (151) der Drohnen einer italienischen Königin Italiener, die Hälfte „Bastarde“ (66) und „Franzosen“ (83) waren, liegt umgekehrt ein Beweis für die parthenogenetische Entstehung der Drohnen vor. Sanson's Erklärung (ibid. Art. 19), daß die betreffende italienische Königin ein Bastard gewesen sei, ist richtig; er irrt aber darin, daß er ihre Mutter durch eine französische Drohne befruchtet sein läßt, in der bewußten Königin also einen Bastard I. Generation sieht, denn Perez gibt ausdrücklich an, diese Mutter habe noch zwei Jahre lang ausschließlich italienische Arbeiterinnen und Königinnen hervorgebracht. Diese Mutter muß schon ein Bastard gewesen, aber von einer Drohne reiner italienischer Rasse befruchtet worden sein. Daß sie wie eine „echte“ Italienerin aussah, ist die Folge des Prävalierens der italienischen Merkmale über die fremden (daß auch in Italien dunkle Bienen gezogen werden, ist bekannt, vergl. z. B. v. Buttel-Reepen, a. a. O. S. 65, Anm.) Ihre Eier hatten zur Hälfte die italienischen, *i*, zur Hälfte die fremden, *f*, Rassenanlagen. Die unbefruchteten entwickelten sich, was schon Dzierzon wußte, zur Hälfte zu italienischen, zur Hälfte zu fremden Drohnen. Die befruchteten Eier gaben alle äußerlich Italiener-Arbeiterinnen und -Königinnen, weil die in allen Spermatozoen der rein italienischen, befruchtenden Drohne steckenden italienischen Rassenanlagen dominierten; in der Tat waren aber nur 50 % derselben reine Italienerinnen (entstanden als $i\,♀ + i\,♂$), 50 % wieder Bastarde (entstanden als $f\,♀ + i\,♂$). Ein solcher Bastard II. Generation war nun die Königin des von Perez studierten Stockes; sie gab wieder zu $^1/_2$ italienische, zu $^1/_2$ fremde Drohnen, wie ihre Mutter, weil die Anlagen für *i* und *f* bei der Keimzellbildung spalteten. Wie die von ihr hervorgebrachten Arbeiterinnen und Königinnen aussahen, darüber gibt Perez nichts an. Sie können alle Italienerinnen gewesen sein, zur Hälfte echt, zur Hälfte Mischlinge — wenn sie von einer reinen italienischen Drohne befruchtet worden war, oder zur Hälfte Italiener-Mischlinge, zur Hälfte Fremde — wenn die Drohne ein reiner Fremder war, oder zu $^3/_4$ Italiener ($^1/_4$ echt und $^3/_4$ Mischlinge) und zu $^1/_4$ Fremde, wenn die Drohne auch ein Mischling gewesen war.

Dadurch, daß die italienischen Merkmale nicht vollkommen dominieren, daß sich die Rassenmerkmale vielleicht nicht stets als eine Einheit vererben, und daß die italienische Biene (nach von Buttel-Reepen, a. a. O.) selbst ein Bastard ist, wird die Unterscheidung der reinen Tiere von den Mischlingen erschwert; die Zahlenverhältnisse sind vielleicht sekundär, wie beim Mais (vergl. Zusatz 57), verschoben. Trotz alledem hege ich keinen Zweifel, daß die neuen Vererbungs-

Digitized by Google

gesetze auch hier gelten. Zur Stütze für diese Behauptung habe ich eben die oft zitierte aber meines Wissens noch nicht richtig gedeutete Angabe von Perez etwas genauer untersucht.

24b. Das cytologische Verhalten ist von G. Tischler studiert worden (Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastard. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 24, S. 83 u. f. 1906).

25. Soweit die Bastarde zwischen Bryonia alba und B. dioica schon zum Blühen gekommen sind, finden sich in den beiden nachfolgenden Tabellen alle Ergebnisse zusammengestellt. Die Anordnung erklärt sich wohl von selbst.

Tabelle 1. Bryonia dioica ♀ bestäubt mit dem Pollen der B. alba. Parallelversuche zu Versuch I (S. 22).

| Weibliche Keimzellen der Bryonia dioica. Nummern der Pflanzen: | Männliche Keimzellen von Bryonia alba. Nummern der Pflanzen: II ♂ | II ♀ | III ♂ | III ♀ | IV ♂ | IV ♀ | V ♂ | V ♀ | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | — | — | — | — | — | 73 | — | — | Bastarde |
| 2 | — | — | — | — | — | 21 | — | — | |
| 3 | — | 2 | — | — | — | — | — | 1 | |
| 4 | — | 17 | — | — | — | — | 1 | 23 | |
| 5 | — | — | — | 24 | — | — | — | 21 | |
| 6 | — | 2 | — | — | — | 30 | — | — | |
| 7 | 1 | 9 | — | 34 | — | — | — | — | |
| 8 | — | — | — | — | — | 30 | — | 44 | |
| 9 | — | 10 | — | 32 | — | 33 | — | — | |
| 10 | — | 33 | — | — | — | — | — | — | |
| 11 | — | 30 | — | — | — | — | — | — | |
| 13 | — | 15 | — | 12 | — | — | — | — | |
| 15 | — | 7 | — | — | — | — | — | — | |
| 16 | — | 7 | — | 20 | — | — | — | — | |
| 17 | — | 23 | — | 23 | — | — | — | — | |
| 18 | — | 13 | — | — | — | — | — | — | |
| | Bastarde | | | | | | | | |

Also 27 Versuche, zu denen 16 Weibchen der Bryonia dioica (aus Jena, Hamburg, Hohenheim, Darmstadt und Münster) und vier Stöcke der B. alba (aus Leipzig und Breslau) verwendet wurden. Sie gaben 589 weibliche Pflanzen. Anzugeben, wie viel davon zunächst einige männliche Infloreszenzen gebildet hatten, halte ich nach dem früher mitgeteilten (S. 22) für überflüssig, doch sei bemerkt, daß ich bei einem Versuch besonders starke Neigung zur Monöcie beobachten konnte; eine Pflanze verhielt sich darin fast wie B. alba. Woher die zwei

Digitized by Google

rein männlichen Individuen von Versuch 4 + V und 7 + II stammten, kann ich nicht sagen, sie müssen erst noch ein Jahr beobachtet werden.

Tabelle 2. Bryonia alba, bestäubt mit dem Pollen der B. dioica ♂. Parallelversuche zu Versuch III (S. 26).

| Weibliche Keimzellen von Bryonia alba. Nummern der Pflanze: | Geschlecht der Bastarde | Männliche Keimzellen von Bryonia dioica. Nummern der Pflanze: 19 | 21 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | Geschlecht der Bastarde |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I | ♂ | | | | | | | | | | *)4 | ♂ |
| | ♀ | | | | | | | | | | 8 | ♀ |
| II | ♂ | 4 | | | | | | | | | | ♂ |
| | ♀ | 7 | | | | | | | | | | ♀ |
| III | ♂ | — | 15 | | | | | 2 | | | | ♂ |
| | ♀ | 6 | 15 | | | | | 3 | | | | ♀ |
| IV | ♂ | 7 | 7 | | 4 | | | 38 | | | | ♂ |
| | ♀ | 11 | 8 | | 2 | | | 38 | | | | ♀ |
| V | ♂ | 14 | 7 | 27 | 22 | 1 | 12 | | 6 | 1 | | ♂ |
| | ♀ | 15 | 14 | 29 | 16 | 4 | 7 | | 4 | — | | ♀ |

Bastarde

Bastarde

Also 17 Versuche, zu denen 5 Stöcke der Bryonia alba (aus Tübingen, Leipzig und Breslau) und 10 Stöcke der B. dioica (aus Tübingen, Hamburg Münster und Darmstadt) verwendet wurden, und die 358 Bastarde gaben, von denen 171 rein männlich und 187 weiblich, oft nach einigen männlichen Infloreszenzen, waren.

Allen denen, die mir durch Überlassung von Bryonia-Pflanzen behilflich waren, besonders den Herren Professoren Stahl, Zacharias und O. Kirchner sowie auch Herrn Dr. F. Tobler, danke ich auch an dieser Stelle bestens.

26. Bateson, W. The Progress of Genetics since the Rediscovery of Mendel's Papers. Progressus Rei Botanicae, Bd. I. p. 402 (1906). Daß die weiblichen Exemplare des Bastardes zunächst einige männliche oder (schein-)zwittrige Blüten bilden können, gab ich schon 1905 an.

27. Naudin, Ch., Observations relatives à la formation des grains sans le secours du pollen. Comp. Rend. d. sc. de l'Acad. d. sciences, T. 43 p. 558. (1856.)

*) Für diesen einen Versuch sind die genauen Zahlen verloren gegangen und aus der Erinnerung ergänzt worden.

Digitized by Google

28. Focke, W. O., Parthenogenesis? Abh. Nat.-Ver. Brem. Bd XI. S. 421. 1890; zitiert nach Ritter.

29. Giard, A., Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation. Compt. rend. hebd. d. l. Soc. de Biologie, Tom. 55. p. 779 (1903).

30. Wenn, wie bei dem schon erwähnten Fall von Tephrosia (Zusatz 16), das Geschlechtsverhältnis des Bastardes zwischen zwei getrenntgeschlechtigen (diöcischen) Arten ein anderes ist als bei den Arten selbst, so hat das mit unserem Problem direkt nichts zu tun. Ebenso wenig glaube ich, daß man durch die Untersuchung von Fällen von Geschlechtstrimorphismus (ein Männchen und zweierlei Weibchen bei derselben Art) etwas Entscheidendes zutage fördern wird.

Ich kann hier auch nur auf die wichtigen Untersuchungen Bateson's über die Vererbung der beiden Formen bei heterostylen Pflanzen hinweisen (Bateson, W. and Gregory, R. P., On the Inheritance of Heterostylism in Primula. Proc. Roy. Soc. B. Vol. 76 p. 581, 1905). Für die Fragen der Geschlechtsbestimmung haben sie meiner Meinung nach keine Bedeutung; wir sehen das am besten daraus, daß dieselbe Pflanzenart heterostyl und dazu noch geschlechtlich differenziert sein kann: Fagopyrum esculentum, der Buchweizen, ist einerseits heterostyl und anderseits gynomonöcisch, gynodiöcisch, andromonöcisch und androdiöcisch, wie A. Schulz angibt. Ich konnte bis jetzt nur die letzten beiden Geschlechtsformen finden, wie Kirchner, aber als kurzgrifflige und als langgrifflige Pflanzen!

31. Kölreuter, I. T., Lychni-Cucubalus: novum plantae hybridae genus. Nov. Comment. Acad. scient. imp. Petrolit. Tom. 20. p. 431 (1776).

32. Gaertner, C. Fr., Versuche und Beobachtungen über die Bastardzeugung im Pflanzenreich usw. Stuttgart 1849.

33. Wittrock, V. B., Über die Geschlechterverteilung bei Acer platanoides L. und einigen anderen Acer-Arten. Botan. Centralbl. Bd. 25, S. 55 (1886).

34. Schulz, A., Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. Biblioth. Botan. Heft 10 (1888) und Heft 17 (1890).

35. Beard, J., a. a.O. S. 716. Anm. 4.

35a. Nach den mir erst während des Druckes bekannt gewordenen Untersuchungen E. Hanel's (Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea, Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 43, S. 343) ist es wahrscheinlich, daß Hydra grisea triöcisch ist.

36. Darwin, Ch., The different Forms of Flowers, p. 301. London 1877.

37. Willis, J. C., Gynodiöcism in the Labiatae. Proc. Cambr. Philos. Soc. Vol. 7 p. 349 (1893).

38. Experimentelle Untersuchungen über die Gynodiöcie. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. 22, S. 506 (1904). Weitere Untersuchungen über die Gynodiöcie, ibid. Bd. 23, S. 452 (1905). Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiöcischen Pflanzen, ibid Bd. 24. S. 460 (1906).

39. Raunkiaer, C., Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes. Acad. Roy. des Sciences et des Lettres de Danemark, Bull. No. 1 (1906).

Digitized by Google

40. Für sich allein genommen lassen die Ergebnisse der Versuche mit Satureia natürlich noch eine zweite Deutung zu: das Geschlecht könnte auch unabänderlich progam in den weiblichen Keimzellen bestimmt sein, die Eizellen der ± zwittrigen Pflanzen hätten ± zwittrige, die der weiblichen weibliche Tendenz. Beide Annahmen haben aber die gleiche Voraussetzung: daß die Tendenz aller Eizellen der weiblichen Stöcke die gleiche und weibliche sei, und darum handelt es sich für uns zunächst.

41. Vergleiche auch W. Burck, Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. Extrait du Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais, Vol. 1. (1905).

42. Unter seinen berühmten Oenothera-Mutanten hat de Vries auch eine Form erhalten, O. lata, die sich von der Stammart O. Lamarckiana besonders dadurch unterscheidet, daß sie nur in physiologisch weiblichen Individuen vorkommt; ihre Staubbeutel zeigen zwar einzelne annähernd normale Körner, die aber keine Befruchtung ausführen können. Sie kann also nur mit fremdem (zwittrigem) Pollen fruchten und gibt dann je nach der Herkunft des Pollens nur bis 4 % oder 46—56 % weibliche Individuen, die auch in allen andern Merkmalen O. lata sind. Die übrigen Nachkommen gleichen in allen Punkten dem Pollenlieferanten (Mutationstheorie, Bd. I. S. 293 usw., Bd. II. S. 475 usw.). In dem Dominieren der weiblichen Tendenz stimmt also O. lata zu den Satureia-Weibchen, wohl auch in der Vererbung, wenn man annimmt, daß O. lata noch sehr viel weniger konstant sei als jene, doch glaube ich kaum, daß man diese lata-Mutante wirklich direkt den Satureia-Weibchen an die Seite stellen darf.

43. Eine entsprechende Beobachtung aus ganz anderem Verwandtschaftskreis teilt C. H. Ostenfeld (Castration and Hybridisation Experiments with some Species of Hieracia, Botan. Tidsskr. 27. Bind, S. 225, 1906) mit. Hieracium excellens Bl. ist nur in weiblichen Exemplaren bekannt; in den Staubbeuteln werden wohl noch Pollenkörner gebildet, die aber ganz untauglich sind. Solche weibliche Exemplare sind auch von anderen Hieracien bekannt. Bei der Bestäubung mit dem Pollen anderer, zwittriger Arten erhielt Ostenfeld nun ganz überwiegend Bastarde weiblichen Geschlechtes (H. excellens + aurantiacum: 1 Ex. ♀, H. excellens + Pilosella: 4 Ex. ♀, 1 Ex. ☿), freilich einstweilen nur überhaupt sehr wenige.

44. Eine kurze Darstellung der Mendelschen Gesetze habe ich 1905 gegeben: Über Vererbungsgesetze, Berlin; über die neueren Arbeiten aus England und Amerika referiert Bateson's unter 26 zitierter Bericht „The Progress of Genetics".

45. Weismann, A., Das Keimplasma. S. 483 (1892).

46. Bateson, W. and Saunders, E. R., I. Report to the Evolution Committee of the Royal Society, p. 138 (1902); Bateson, W., Address to the Zoological Section, British Association for the Adv. of Science, Cambridge (1904) und der unter 26 zitierte Bericht.

47. Beim Weibchen erfolgt natürlich auch eine Spaltung zur gleichen Zeit; da ihre Produkte aber wenigstens hier gleich sind, läßt sie sich experimentell nicht nachweisen.

48. Bateson hat bei seinen Bastardierungsversuchen mit der spanischen Wicke, Lathyrus odoratus, unter den Nachkommen einer Pflanze mit normalen Staubgefäßen — die folglich zwittrig gewesen war — zahlreiche Stöcke mit untauglichen (mehr oder weniger kontabeszenten) Staubgefäßen gefunden — die also

Digitized by Google

weiblich waren. Danach wäre L. odoratus gynodiöcisch. Daraus, daß 54 Weibchen auf 173 Zwitter kamen (Verhältnis 1 : 3,25), schließt Bateson, daß dieser weibliche Zustand rezessiv sei, dem zwittrigen gegenüber, und spalte (Bateson, W., Saunders, E. R., Punnet, R. C., Hurst, C. C., Report II to the Evolution Committee, p. 91. 1905). All' das steht in diametralem Gegensatz zu dem, was die von mir untersuchten Gynodiöcisten zeigten. Ich möchte annehmen, daß die Ähnlichkeit mit diesen eine äußerliche sei, und daß es sich um eine erbliche Krankheit der Staubgefäße handle (natürlich keine Infektionskrankheit) — etwa wie bei Mirabilis Jalapa die gelbgrünen und gelbbunten Sippen den grünen Stammsippen gegenüber rezessiv sind, und die Bastarde typisch spalten. Zu denken gibt jedenfalls, daß bei den eigentlichen Papilionaceen (zu denen Lathyrus gehört), soviel ich weiß, kein Fall von Geschlechtertrennung bekannt ist, und die nächstverwandten Caesalpiniaceen nur gelegentlich Andromonöcie oder Androdiöcie, einzelne auch Diöcie zeigen. Bateson selbst führt diesen Fall in seinem sub 26 zitierten Bericht auch gar nicht bei der Besprechung der Geschlechterbildung auf.

49. Für das Spalten derartiger Bastarde sprechen die Versuche Biffen's (The Hybridisation of Barleys, Journal of Agric. Science, Vol. II p. 183. 1907) mit zwittrigen und andromonöcischen Gerstenrassen. Sie beweisen aber nichts gegen das Konstantbleiben der Nachkommen bei Zwischenformen (Satureia-Weibchen): es ist etwas anderes, ob man zwei verschiedene Rassen — eine zwittrige und eine andromonöcische — miteinander bastardiert oder verschiedene Individuen derselben Rasse, zwittrige und andromonöcische, verbindet.

50. Vergl. die unter 1. zitierte Abhandlung Strasburger's, dort ist auch die ältere Literatur besprochen.

51. Knop, W., Erster Bericht vom Neuen landwirtsch. Institut d. Univ. Leipzig, herausgeg. von Blomeyer, S. 27, 38 (1881); zitiert nach Strasburger.

52. Klebs, G., Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, II. Saprolegnia mixta. Jahrb. f. wissensch. Botan., Bd. 33, S. 71 u. f. (1899). Ich habe hier nur eines von den verschiedenen von Klebs gefundenen Beispielen angeführt. Die Frage, wann geschlechtliche Fortpflanzung überhaupt eintritt, die von Klebs und anderen besonders eingehend studiert wurde, fällt ganz außer den Rahmen dieser Untersuchung; vergl. z. B. Benecke, W., Einige Bemerkungen über die Bedingungen des Blühens und Fruchtens der Gewächse. Bot. Zeitg., Bd. 64, II. Abt., S. 97.

53. Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 44, S. 124 (1907).

Auch in der einzelnen Blüte sind die Staubgefäße bei den gynomonöcischen Stöcken oft zum Teil reduziert. Dabei werden innere korrelative Ernährungseinflüsse ganz deutlich. Bei Satureia als einer Labiate sind in den normalen Blüten zwei Paare Staubgefäße vorhanden; das eine steht über (oder hinter) dem andern $\frac{a\,a'}{b\,b'}$. Nun findet man häufig die Staubgefäße auf der rechten oder der linken Seite der Blüte reduziert, also a und b oder a' und b', so daß nur zwei Staubbeutel normal entwickelt sind; beides kommt gleich häufig vor. Der Blütenstand ist ein „Dichasium", das sehr bald in ein „Monochasium" übergeht (oder von Anfang an ein „Monochasium"), d. h. rechts und links von jeder Blüte A wird je

Digitized by Google

eine neue, α und β, angelegt (oder sollte doch angelegt werden): βAα; aber die eine davon, β, wird vor der andern, oder allein entwickelt, die andere, α, verspätet sich, oder bleibt ganz stecken. So hat jede Blüte A eine „geförderte" Seite (wo die Seitenblüte β steht). Sieht man nun in solchen Fällen, wo nur zwei taugliche Staubgefäße auf der rechten oder der linken Seite der Blüte ausgebildet werden, genauer zu, so findet man, daß sie gewöhnlich auf der geförderten (β) Seite stehen, und weil bald die rechte, bald die linke Seite gefördert ist, sind die rechts stehenden und die linksstehenden Staubgefäße gleich oft allein normal entwickelt. Ähnlich ist es, wenn nur ein Staubgefäß oder 3 von den 4 normal vorhandenen ausgebildet werden.

54. Nussbaum, M., Die Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina senta. Archiv. f. mikr. Anat. Bd. 49 p. 306.

Hertwig, R., Über Knospung und Geschlechtsentwickelung bei Hydra. Biol. Centralbl. Bd. 26, S. 489. Hertwig hat dasselbe Resultat bei Einwirkung niedriger Temperatur erhalten. — Eine mir erst während des Druckes zugänglich gewordene Arbeit E. Hanel's (Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea, Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 43, S. 343) macht es wahrscheinlich, daß die Geschlechtsverhältnisse der Hydren (wahrscheinlich Triöcie) noch nicht so bekannt sind, daß diese Versuche streng beweisend wären.

55. Punnet, R. C., Sexdetermination in Hydatina, Proceed. Roy. Soc: B., Vol. 78, p. 223 (1906). Wenn Punnet die Weibchen der rein „telytoken" Linien nicht dazu veranlassen konnte, etwas anderes als weibliche Eier zu legen, ist damit noch nicht ausgeschlossen, daß bei den Linien, die daneben einzelne Männcheneier hervorbringen, äußere Eingriffe einigen Einfluß haben.

56. Vergl. die beiden unter 1 zitierten Abhandlungen R. Hertwig's.

56b. Wilson möchte darin nur sekundäre Verschiebungen sehen, speziell eine Folge ungleicher Mortalität (Science, N. S. Vol. 23. No. 579, Pages 189 bis 191, Febr. 2. 1906).

57. Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 20, S. 159 (1902).

58. Die Sporen dieses Schimmelpilzes und die aus ihnen hervorgehenden Mycelien sind geschlechtlich differenziert, „+" oder „—", aber äußerlich nicht unterscheidbar. Zygoten werden nur gebildet, wenn + und — Mycelien zusammenstoßen; sie bringen Mycel mit Sporenbehältern hervor, die alle entweder nur + oder nur — Sporen enthalten. Die geschlechtliche, aus der Spore entstandene und die ungeschlechtliche, aus der Zygote entstandene Generation sind also beide „diöcisch". Das Geschlecht der Zygote ist nur an den Sporen, resp. an den Mycelien aus den Sporen bestimmbar, die sie hervorbringt. Auch hier muß also zwischen der physiologischen + oder — Stimmung der Sporen und Mycelien einerseits und der *p* oder *m* Tendenz, Sporen und Mycelien mit der + oder der — Stimmung hervorzubringen, andererseits unterschieden werden. Wir können gut annehmen, daß die Stimmung aller Sporen einer Zygote + und ihre Tendenz p sei, die Stimmung der Sporen einer Zygote anderer Herkunft aber — und ihre Tendenz zur Hälfte p, zur Hälfte m, sodaß bei der Zygotenbildung der nächsten geschlechtlichen Generation (bei der immer + und — sich treffen müssen) zusammenkäme: teils + *p* und + *p*, was p, also + Sporen gäbe, teils + *p* und — *m*, was, infolge der Dominanz von m, m gäbe, also — Sporen; da hier bei *m* in der Zygote aber auch *p* steckt, könnte die Hälfte dieser physiologisch — Sporen der Tendenz nach *p* sein, und

Digitized by Google

nur die andere der Tendenz nach *m*, während dort (bei *p*) alle Sporen die + Stimmung und *p* Tendenz erhalten könnten. Danach muß es auch bei den Mucorineen etwas wie eine „Reduktionsteilung“ geben.

59. Am leichtesten vielleicht bei Hydra; vergl. die sub 43a zitierte Arbeit Hanel's.

60. Hertwig, R., Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1905, S. 200.

61. Wilson, E., Studies on Chromosomes, III. The sexual Differences of the Chromosome-Groups in Hemiptera, with some Considerations of the Determination and Inheritance of Sex. Journal of Experim. Zoölogy, Vol. 3, p. 1 (1906).

62. Mc Clung, C. E., The Accessory Chromosome. Sex-determinant? Biol. Bull., III, 1, 2. (1902); zitiert nach Wilson.

63. Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 18, S. 422.

64. Vergleiche dazu die neuesten Untersuchungen S. Newcomb's: A statistical Inquiry into the Probability of Causes of the Production of Sex in Human Offspring. Carnegie Instit. of Washington. Publ. Nr. 11 (1904).

---



UNIV. OF MICHIGAN,
JAN 28 1915
Digitized by Google

Digitized by Google